



BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorff

Vom Band 48, 1998/99, erschienen

Heft 1 (p. 1–112)

Heft 2 (p. 113–224)

Hefte 3–4 (p. 225–384)

1. Mai 1998

30. Oktober 1998

1. Dezember 1999

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany

Druck: JF.CARTHAUS, Bonn

ISSN 0006–7172

Inhalt des 48. Bandes

Adamopoulou, C., E. D. Valakos & P. Pafilis: Summer diet of <i>Podarcis milensis</i> , <i>P. gaigeae</i> and <i>erhardii</i> (Sauria: Lacertidae)	275
Adlbauer, K. & R. Mourgliä: Zur Bockkäferfauna von Togo II. Lamiinae (Col., Cerambycidae)	329
Böhme, W.: siehe Vences	
Böhme, W. & R. Hutterer: Leben und Werk von Martin Eisentraut (1902–1994)	367
Bruderer, C. & C. Denys: Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de <i>Tyto alba</i> de Mauritanie	245
Camardella, A. R., L. M. Pessôa & J. A. Oliveira: Sexual dimorphism and age variability in cranial characters of <i>Oryzomys subflavus</i> (Wagner, 1842) (Rodentia: Sigmodontinae) from northeastern Brazil	9
Cicalò, A.: siehe Galleni	
Denys, C.: siehe Bruderer	
De Vree, F.: siehe Van Cakenberghe	
Dos Reis, F.: siehe Pessoa	
Evers, A. M. J.: Die kronenbewohnenden Malachiidae (Coleoptera) dreier Baumarten in Rwanda und Kivu	59
Fabiani, O.: siehe Galleni, L.	
Fantini, C.: siehe Galleni, L.	
Galleni, L., A. Tellini, A. Cicalò, C. Fantini & O. Fabiani: Histological examination of the male gonad of hybrid specimens: <i>Microtus savii</i> x <i>M. brachycercus</i> (Rodentia-Arvicolinae)	1
Glaw, F.: siehe Vences	
Haitlinger, R.: Five new species of <i>Leptus</i> Latreille, 1796 (Acari: Prostigmata, Erythraeidae) from Asia and Africa	97
Haxhiu, I.: The Reptilia of Albania: species composition, distribution, habitats ..	35
Helversen, O. v.: <i>Eptesicus bottae</i> (Mammalia, Chiroptera) auf Rhodos	113
Hutterer, R.: siehe Böhme	
Köhler, J. & S. Lötters: Annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, with description of some advertisement calls	259
Lantermann, W.: Volierenbeobachtungen zur Rangordnung, Aktivitätsverteilung und Tagesrhythmik einer Gruppe von Mohrenkopfpapageien (<i>Poicephalus senegalus</i> , L., 1766)	19
Lötters, S.: siehe Köhler	
Lukhtanov, V. & J. Puplesiene: Polyploidy in bisexual species of Lepidoptera (Insecta: Lepidoptera): old hypotheses and new data	313
Mausfeld, P.: siehe Vences	
Mörs, Th.: Über das Vorkommen von <i>Trionyx</i> s. l. (Testudines: Trionychidae) im Oberoligozän von Rott (Rheinland)	31
Mourgliä, R.: siehe Adlbauer	
Oliveira, J. A.: siehe Camardella	
Pafilis, P.: siehe Adamopoulou	
Patočka, J.: Die Puppen der mitteleuropäischen Elachistidae (Lepidoptera, Gelechioidea)	283
Pessôa, L. M.: siehe Camardella	
Pessôa, L. M. & R. E. Strauss: Cranial size and shape variation, pelage and bacular morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, <i>Proechimys albispinus</i> (Is. Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil	231
Pessôa, L. M., F. J. Von Zuben & S. F. Dos Reis: Morphological affinities of <i>Proechimys yonenagae</i> Rocha, 1995 (Rodentia: Echimyidae): Evidence from bacular and cranial characters	167
Puplesiene, J.: siehe Lukhtanov	
Schmidt, C.: Redescription of <i>Atracheodillo marmorivagus</i> (Isopoda, Oniscidea, Eubelidae), an arboricolous isopod from Congo and Rwanda	353

Schifter, H. & T. Schifter: Brut- und Zugvogelbeobachtungen auf Fuerteventura, 1992—1994	179
Schifter, T.: siehe Schifter, H.	
Strauss, R. E.: siehe Pessôa	
Stuckenberg, B. R.: A revision of the Palaearctic species of <i>Lampromyia</i> Macquart (Diptera, Vermileonidae), with the description of a new Iberian species and a cladogram for the genus	67
Tellini, A.: siehe Galleni, L.	
Valakos, E. D.: siehe Adamopoulou	
Van Cakenberghe, V. & F. De Vree: Systematics of African <i>Nycteris</i> (Mammalia: Chiroptera) Part III. The <i>Nycteris thebaica</i> group	123
Van der Straeten, E.: Notes on <i>Mastomys pernanus</i> (Kershaw, 1921)	225
Vences, M., F. Glaw, P. Mausfeld & W. Böhm e: Comparative osteology of Malagasy poison frogs of the genus <i>Mantella</i> (Amphibia: Ranidae: Mantellinae)	205
Von Zuben, F. J.: siehe Pessôa	
Buchbesprechungen	111, 217
Erratum	38

Verzeichnis der neuen Taxa im 48. Band

Coleoptera: Malachiidae	
<i>Afrocarphurus</i> n. g. Evers	60
<i>Afrocarphurus stilifer</i> n. sp. Evers	60
<i>Afroebaeus wagneri</i> n. sp. Evers	65
<i>Attalus carapae</i> n. sp. Evers	60
<i>Attalus karengeræ</i> n. sp. Evers	62
<i>Attalus wagneri</i> n. sp. Evers	62
<i>Colotes lateridentatus</i> n. sp. Evers	64
<i>Morphotroglops tecleae</i> n. sp. Evers	64
<i>Sphinginopalpus adrastus</i> n. sp. Evers	63
Diptera: Vermileonidae	
<i>Lampromyia iberica</i> n. sp. Stuckenberg	87
Acari: Erythraeidae	
<i>Leptus admeti</i> n. sp. Haitlinger	105
<i>Leptus alkmenæ</i> n. sp. Haitlinger	103
<i>Leptus auliacus</i> n. sp. Haitlinger	98
<i>Leptus batoricus</i> n. sp. Haitlinger	99
<i>Leptus hammameticus</i> n. sp. Haitlinger	102

Q 2
1
B 7 22
vH

W

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn



Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskripttrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 1—7	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	--------	----------------

Histological examination of the male gonad of hybrid specimens: *Microtus savii* x *M. brachycercus* (Rodentia-Arvicolinae)

L. Galleni, A. Tellini, A. Cicalò, C. Fantini & O. Fabiani

Abstract. *Microtus brachycercus*, previously described as a subspecies of *M. savii*, has a different karyotype and produces sterile male hybrids when crossed with *M. savii*. A histological examination of male gonads of hybrid specimens *M. savii* x *M. brachycercus* was carried out to assess causes of sterility. Differences in male hybrid sex chromosomes were shown to have a differential effect on fertility. Degenerative figures were present in cells where meiosis was not completed. A possible link between heterochromatin evolution and male hybrid sterility is discussed.

Key words. Rodentia, *Microtus*, speciation, hybrids, male gonad.

Introduction

M. savii (De Selys Longchamps, 1838) and *M. brachycercus* (von Lehmann, 1961) are two different species within the morphologically homogeneous group of pine voles forming the “*Microtus savii* complex”. Karyological analyses revealed striking differences in the sex chromosomes between these two species, but substantially identical autosomal G-banding patterns (Galleni et al. 1992, 1997). Both the X and the Y chromosomes of *M. brachycercus* exhibit a marked increase in their heterochromatic regions and a variation in the classes of heterochromatin amplified, as detected by C and DA/DAPI banding patterns (Galleni et al. 1992).

The F1 generation was obtained from crosses between specimens of *M. savii* and *M. brachycercus* without any reduction in the number of offspring, while the F2 was completely lacking. Backcrosses revealed male hybrid sterility, whereas the females were normally fertile (Galleni et al. 1994).

In the present paper we report the results of analyses performed by optical and TEM microscopy on the histological structure of male gonads in *M. savii* and *M. savii* x *M. brachycercus* hybrids.

Materials and methods

The four specimens included in this study were reared in the mammalian laboratory of the Dipartimento di Coltivazione e Difesa delle Specie Legnose, Sez. Entomologia Agraria of Pisa University. A specimen of *Microtus savii* (A1) was used as a control. Two specimens were obtained from crosses (M) *M. savii* x (F) *M. brachycercus* (A2 and A3) and the fourth specimen from crosses (M) *M. brachycercus* x (F) *M. savii* (A4).

The age of the specimens varied: A1 was 116 days old, A2 53 days old, A3 227 days old and A4 234 days old. As the maturity in these species is reached after about 50 days (Caroli & Santini 1996), all the specimens could be considered sexually mature.

For histological preparations testis were cut into small pieces (0.5 mm³), fixed in a solution of 4 % paraformaldehyde in 0.1M phosphate buffer (pH 4), washed for 24 hours in fresh pho-

sphate buffer and then embedded into glycol metacrylate. Sections 0.5 μm thick were stained with methylene blue and toluidine blue.

For TEM observations, small pieces (0.5 mm³) were fixed in Karnowsky (2 % paraformaldehyde, 2.5 % glutaraldehyde in 0.1 M phosphate buffer, pH 7.4) for three hours and soaked in an OsO₄ solution (0.1 %) for a day. After dehydration in ethanol and propylene oxide, they were embedded into an Epon-Araldite mixture. Sections (50 nm) were stained with uranyl acetate and lead nitrate, and observed with a Siemens 102 electron microscope.

Results

The general morphology of A1 (control specimen) agreed with other descriptions of testis structure and seminiferous tubule organization in rodents (see Huckins 1971). The multi-stratified epithelium was well organized in a specific combination that progressed from spermatogonial cells to spermatozoa with typical scimitar-shaped heads (Fig.1). Spermatogenesis was greatly altered in hybrid specimens. Meiosis stopped completely at pachytene in A2 and A3 hybrids and no further stage was found in either animal while degenerative patterns appeared (Fig. 2 and Fig. 3). Sertoli cells and spermatogonia were present in all the hybrids without evident differences from the control but prophase I spermatocytes in A3 were markedly lower than in the other specimens.

A4 specimen presented different situations according to the tubule considered. While in some tubules a pattern similar to that of A2 and A3 hybrids was found, in others meiosis was completed and spermatids were visible (Fig. 4). Spermatids in advanced stage of spermiogenesis were observed in about 18.5 % of tubules.

Analyses carried out by TEM revealed a strong alteration of cytoarchitectonic in A2 and A3 spermatogonial cells and spermatocytes: chromatin was distributed in a homogeneous way without any structural feature to refer to as a clue of sexual body or synaptonemal complex formation, whereas a large number of vacuoli and secondary lysosomes were detected in the cytoplasm (Fig. 5). The number of cell organules was also lowered and axonema were absent in all the tubules observed. These wide degenerative events explain the specimens' sterility.

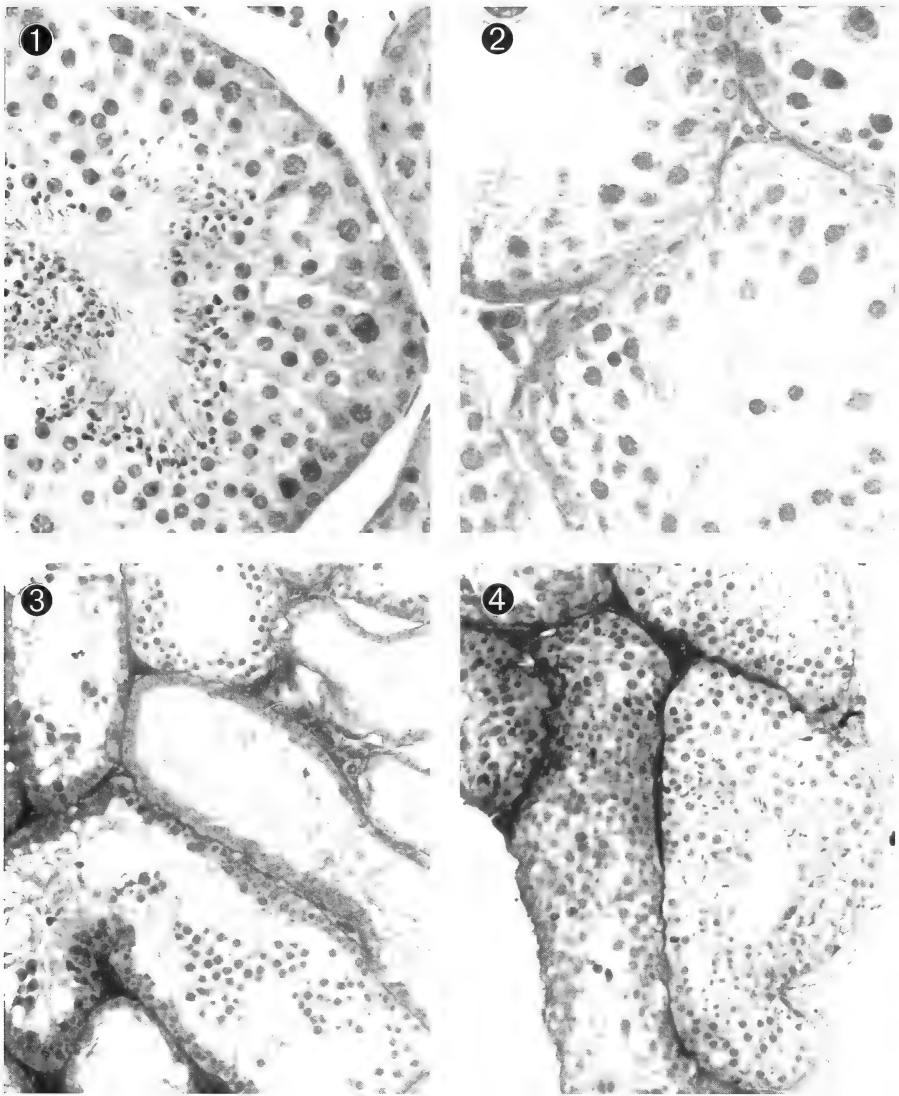
In A4 specimen alterations in acrosome formation took place during spermiogenesis and the axonema was unaffected. No difference was observed as regards the control in the area where meiosis proceeded successfully. However the few mature spermatozoa showed clear alterations in acrosomal morphology (Fig. 6). Oligospermia and spermatozoa alterations are factors leading to sterility in this specimen.

Discussion

The effects of chromosome rearrangements occurring with addition or deletion of heterochromatin are still under debate (for a wide revision and discussion of the relationships between chromosome evolution and speciation see King 1993 and Jablonka & Lamb 1988, 1991, for the peculiar aspect of sex chromosomes and speciation). Miklos (1974) argued that chromosomal pairing is not affected when the amount and position of the centromeric heterochromatin is altered and also when their homology is disturbed. Patton and Sherwood (1982) found out that there was a lack of substantive data to support heterochromatin as an agent of speciation by their analysis on the *Thomomys bottae* complex. Also King (1987) and John (1988) denied a strict relationship between variation in heterochromatin content and repro-

ductive barriers. However, contrasting results emerge from other works. Solari & Ashley (1977) considered the absence of XY pairing and synaptonemal complex formation in the sand rat, *Psammomys obesus*, to be a consequence of heterochromatin addition to both ends of the X chromosome.

Male specimens of *Nesokia indica* with polymorphic X and Y chromosomes differing in amounts of heterochromatin, are sterile or exhibit reduced fertility. Cryptic-



Figs 1—4: Seminifera tubules of *Microtus savii* (A1; upper left), hybrid specimens from crosses between (M) *M. savii* and (F) *M. brachycercus* (A2 and A3; upper right and lower left) and from crosses between (M) *M. brachycercus* and (F) *M. savii* (A4; lower right).

coding DNA sequences possibly interspersed in the heterochromatin and lost during rearrangements are also thought to affect male hybrid fertility (Juyal et al. 1989).

Finally, two morphologically similar species of the Indian pigmy field mouse (*Mus boodoga* and *Mus dunni*) have shown identical euchromatic G-banded regions within their genomes but marked differences in their X and Y C-bands. The acquisition of heterochromatin by sex chromosomes seems to have determined the evolutionary differentiation of these sympatric species (Sharma et al. 1990).

The similarity of autosomal banding patterns and the striking differences in sex heterochromatin between *M. savii* and *M. brachycercus* karyotypes suggest that the variation of sex chromosome heterochromatin could also relate to the evolution of these two species. As results from DA/DAPI and Alu I bands, these differences could involve not only the amount of heterochromatin but also its quality (see Galleni et al. 1992). Moreover, the degree of heterogeneity between heterochromatic regions in male hybrids appears to be related to the level at which meiosis is interrupted. In specimens A2 and A3, obtained from crosses between (M) *M. savii* and (F) *M. brachycercus* and having a larger heterochromatin heterogeneity, spermatogenesis stops completely at the first meiotic division (Fig.3), while in A4 (M) *M. brachycercus* x (F) *M. savii* a few meiosis I elements and spermatozoa are found (Fig. 4). As A3 and A4 are about the same age, this difference cannot be due to gonad maturity.

Uncertainty about the evolutive role of chromosome rearrangements, occurring by addition or deletion of constitutive heterochromatin, mainly results from uncertainty about the function of this class of DNA within the genome. As a working hypothesis we can consider that different selective pressure acts on the heterochromatin of autosomes and sex chromosomes. This might be related to larger chromosomal conformational changes affecting sex chromosomes than autosomes during gametogenesis (Jablonka et al. 1991). However, in a general model where heterochromatin controls important functions during gametogenesis, changes of heterochromatin could lead to infertility. Sex chromosomes heterochromatin appears to suit this model, although in which ways is still unclear. The regulation of the condensed/expanded state of chromosomes could be a valid explanation. In the laboratory mouse, the Y chromosome is transcriptionally inactive in somatic cells, but becomes actively transcribed in the germ cells. A DNA binding protein that recognizes Y chromosome GATA repeats of Bkm (BBP) is supposed to be the specific signal for decondensation (Singh et al. 1994). This change parallels X chromosome inactivation occurring during spermatogenesis through XIST (X-inactive specific transcripts) which is also responsible for X inactivation in somatic cells of females (Richler et al. 1992). According to Lifshytz & Lindsley (1972) X inactivation in primary spermatocytes is a critical stage of spermatogenesis and factors interfering with this step negatively affect male fertility. Changes of the chromosomes state in the heterogametic sex would be efficient to prevent recombination events that could lead to damaged sex chromosomes (McKee et al. 1993).

An altered organization of XY pairing and/or formation of the synaptonemal complex due to heterogeneity in the heterochromatin content is an alternative hypothesis to explain male hybrid sterility. Meiotic studies on human (Faed et al. 1982; Bourrouillou et al. 1987; Guichaoua et al. 1992) and mice (Forejt 1979; Ashley



Figs 5—6: Degenerative patterns of (M) *M. savii* x (F) *M. brachycercus* spermatocytes (upper) and acrosomal alterations of (M) *M. brachycercus* x (F) *M. savii* spermatozoa (lower).

& Russel 1986; Setterfield et al. 1988) unfertile heterozygous carriers of autosomal rearrangements, showed that meiotic alterations depend on the failure of pairing between translocated chromosomes (asynapsis and heterosynapsis) and/or the association of these chromosomes with the XY body. This fact was, among others, widely analysed and connected with speciation in the dik-dik *Madoqua* (Ryder et al. 1989).

Whatever is the actual function of sex chromosomes heterochromatin and its role in the failure of male hybrid spermatogenesis, *M. savii* complex appears a good model for studying the links between the evolution of this kind of heterochromatin and cladogenetic events within this taxa. For this reason further analyses of genetic changes which accompanied species differentiation within the group would be very useful to obtain more information about its evolutionary history.

Zusammenfassung

Microtus brachycercus, zuvor als eine Unterart des *Microtus savii* beschrieben, weist einen unterschiedlichen Karyotyp auf und erzeugt bei Kreuzung mit *Microtus savii* sterile männliche Nachkommen. Um die Ursachen für die Sterilität herauszufinden, wurde eine histologische Untersuchung von männlichen Keimen von Hybriden *Microtus savii* x *M. brachycercus* durchgeführt. Es zeigte sich, daß sich Unterschiede bei den männlichen hybriden Geschlechtschromosomen jeweils unterschiedlich auf die Fruchtbarkeit auswirkten. Im Falle einer unvollständigen Meiose entstanden entartete Zellbilder. Eine mögliche Verbindung zwischen der heterochromatinen Evolution und der Sterilität männlicher Hybriden wird erörtert.

References

- Ashley, T. & L. Russel (1986): A new type of nonhomologous synapsis in t(X;4) IRI translocation in heterozygous male mice. — *Cytogenetics Cell Genetics* 43: 194–200.
- Bourillou, G., A. Mansat, P. Calvas, F. Pontonnier & P. Colombies (1987): Anomalies chromosomiques and infertile masculine: Etude de 1444 sujets. — *Bull. de l'Assoc. Anat.* 71: 29–31.
- Caroli, L. & L. Santini (1996): The postnatal development of the Savi's pine vole, *Microtus savii* De Sel. L. (Rodentia, Arvicolidae). — In: L. M. Mathias, M. Santos-Reis, G. Amori, R. Libois, A. Mitchell-Jones & M. L. Saint Girons (eds), *European Mammals*. Museu Nacional de História Natural, Lisboa, pp. 299–308.
- Faed, M., M. Lamont & K. Baxby (1982): Cytogenetic and histological studies of testicular biopsies from subfertile men with chromosome anomaly. — *J. Med. Genet.* 19: 49–56.
- Forejt, J. (1979): Meiotic studies of translocations causing male sterility in the mouse. II: Double heterozygotes for Robertsonian translocations. — *Cytogenetics Cell Genetics* 23: 163–170.
- Galleni, L., A. Tellini, R. Stanyon, A. Cicalò & L. Santini (1994): Taxonomy of *Microtus savii* (Rodentia, Arvicolidae) in Italy: cytogenetic and hybridization data. — *J. Mammal.* 75: 1040–1044.
- Galleni, L., R. Stanyon, A. Tellini, G. Giordano & L. Santini (1992): Karyology of the Savi pine vole: *Microtus savii* (De Sélys Longchamps, 1838) (Rodentia, Arvicolidae): C, G, DA/DAPI and Alu-I bands. — *Cytogenetics Cell Genetics* 59: 290–292.
- Galleni, L., R. Stanyon, L. Contadini & A. Tellini (1997): Biogeographical and karyological data of the *Microtus savii* group (Rodentia, Arvicolidae) in Italy. — *Bonn. zool. Beitr.* 47: 277–282.
- Guichaoua, M., R. Speed, J. Luciani, D. Delafontaine & A. Chandley (1992): Infertility in human males with autosomal translocations. — *Cytogenetics Cell Genetics* 60: 96–101.
- Huckins, C. (1971): The spermatogonial stem cell population in adult rats. I. Their morphology, proliferation and maturation. — *Anat. Rec.* 169: 533–558.
- Jablonka, E. & M. J. Lamb (1991): Sex chromosomes and speciation. — *Proc. Royal Soc. London B*, 243: 203–208.
- Jablonka, E. & M. J. Lamb (1988): Meiotic pairing constraints and the activity of sex chromosomes. — *J. theoret. Biol.* 133: 23–36.
- John, B. (1988): The biology of heterochromatin. — Pp. 1–147 in *Heterochromatin, molecular and structural aspects* (R.S. Varma, ed.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 288 pp.
- Juyal, R. C., B. K. Thelma & S. R. V. Rao (1989): Heterochromatin variation and spermatogenesis in *Nesokia*. — *Cytogenetics Cell Genetics* 50: 206–210.
- King, M. (1987): Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach. — *Heredity* 59: 1–6.
- King, M. (1993): Species evolution. The role of chromosome change. — Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 336 pp.
- Lifschytz, E. & D. L. Lindley (1972): The role of X-chromosome inactivation during spermatogenesis. — *Proc. natnl Acad. Sci. USA* 69: 182–186.

- McKee, B. D. & M. A. Handel (1993): Sex chromosomes, recombination, and chromatin conformation. — *Chromosoma* 102: 71–80.
- Miklos, G. L. G. (1974): Sex chromosome pairing and male fertility. — *Cytogenetics Cell Genetics* 13: 558–567.
- Patton, J. L. & S. W. Sherwood (1983): Chromosome evolution and speciation in rodents. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 139–158.
- Richler, C., H. Soreq & J. Wahrman (1992): X inactivation in mammalian testis is correlated with inactive X-specific transcription. — *Nature Genetics* 2: 192–195.
- Ryder, O. A., A. T. Kumamoto, B. S. Durrant & K. Benirschke (1989): Pp. 208–225 in *Speciations and its Consequences* (D. Otte & J. A. Endler, eds). Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 679 pp.
- Setterfield, L., S. Mahadevaiah & U. Mittwach (1988): Pachytene pairing in relation to sperm and oocyte numbers in a male-fertile reciprocal translocation of the mouse. — *Cytogenetics Cell Genetics* 49: 293–299.
- Sharma, T., A. S. Balajee & N. Cheong (1990): Chromosomal speciation: constitutive heterochromatin and evolutionary differentiation of the Indian Pigmy Field-Mice. — Pp. 265–283 in *Trends in chromosome research* (T. Sharma, ed.) Springer Verlag & Narosa Publishing House.
- Singh, L., S. G. Panicker, R. Nagaraj & K. C. Majumdar (1994): Banded krait minor-satellite (Bkm)-associated Y chromosome-specific repetitive DNA in mouse. — *Nucleic Acids Research* 22: 2289–2295.
- Solari, A. J. & T. Ashley (1977): Ultrastructure and behaviour of the achiasmatic, telosynaptic XY pair of the sand rat (*Psammomys obesus*). — *Chromosoma* 62: 319–336.

L. Galleni, A. Tellini, Dipartimento di Coltivazione e Difesa delle Specie Legnose; Sez. Entomologia Agraria, Università di Pisa, Via S. Michele degli Scalzi 2, I 56124 Pisa, Italy. — O. Fabiani, A. Cicalò, Dipartimento di Scienze Produzioni Animali, Sez. di Anatomia e Fisiologia, Università di Pisa, Via G. Matteotti 5, I 56124 Pisa, Italy. — C. Fantini, Istituto di Antropologia, Università di Firenze, Via del Proconsolo n. 12, I 50122 Firenze, Italy.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 9—18	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	---------	----------------

Sexual dimorphism and age variability in cranial characters of *Oryzomys subflavus* (Wagner, 1842) (Rodentia: Sigmodontinae) from northeastern Brazil

A. R. Camardella, L. M. Pessôa & J. A. Oliveira

Abstract. Sex and age variation in a population sample of *Oryzomys subflavus* from the state of Alagoas (northeastern Brazil) was morphometrically examined. Fifteen cranial characters were measured in a total of 366 specimens, and analyzed using univariate and multivariate statistical procedures. Age variation was highly significant, occurring in fourteen characters, and most of the skull variation was due to growth effect throughout development. Significant secondary sexual dimorphism was found for all age classes by Univariate and Multivariate Analysis of Variance. Our results were compared with those found in a previous study of a population from the state of Pernambuco, northeastern Brazil, revealing a stronger pattern of sexual dimorphism in cranial characters for the Alagoas population. They suggested a possible intraspecific association between variation in size and strength of secondary sexual dimorphism.

Key words. *Oryzomys subflavus*, cranial variability, sexual dimorphism, morphometrics, bootstrap, Anova, Manova.

Introduction

The genus *Oryzomys* Baird, 1858 is the most diversified among Neotropical sigmodont rodents (Reig 1984) and is taxonomically complex but poorly understood. The difficulty to identify taxonomic units in *Oryzomys* has been attributed to high morphological variation both at intrapopulational and specific levels (Carleton & Musser 1989).

Oryzomys subflavus (Wagner, 1842) occurs in a large area encompassing east Brazil (Musser & Carleton 1993), the north of Minas Gerais state (Moojen 1952) and central Brazil (Alho & Villela 1984). Despite its wide geographical distribution, *O. subflavus* is regarded as a monotypic species and no study of interpopulational variation has been conducted so far.

Recently, Brandt & Pessôa (1994) demonstrated that sexual size dimorphism in young adults (age class 3) can be a source of intrapopulational variation in *O. subflavus* and that there are significant differences among age classes of adults. The results of Brandt & Pessôa (1994) are valid for a population from Pernambuco, northeastern Brazil, but their generality remains to be determined.

Although studies of geographic variation and sexual dimorphism are available for rodents, the study of the interaction of these two sources of variation is not so common. The objective of this study was to assess the contribution of sex and age variation in cranial morphometric traits of *O. subflavus* in a population from the Alagoas state, and to compare the results with those found for the population from Pernambuco (Brandt & Pessôa 1994), as a step towards the understanding of the patterns of geographic variation in this species.

Material and techniques

A total of 366 specimens of *O. subflavus* collected in the vicinity of Viçosa (9°24'S and 36°14'W) and Palmeira dos Índios (9°25'S and 36°37'W), state of Alagoas, was used in this study. This is part of a large survey of small mammals collected between 1952 and 1955 by the 'Serviço Nacional da Peste' (SNP — 'National Plague Service', Brazil), and deposited in the mammal collection of the Museu Nacional (UFRJ), in Rio de Janeiro. Specimens were allocated according to the five age classes defined by Brandt & Pessôa (1994) on the basis of the occlusal surface wear of molars.

Fifteen cranial dimensions, fourteen of which as defined in Brandt & Pessôa (1994), were measured in all individuals as follows: greatest length of skull (GLS); basilar length (BL) (here measured from the posterior margins of the alveoli of the upper incisors to the anteriormost point of the lower border of the foramen magnum); nasal length (NL); zygomatic breadth (ZB); diastema length (D); maxillary toothrow length (MTRL); palatal length (PL); incisive foramen length (IFL); rostral depth (RD); rostral length (RL); rostral breadth (RB); maxillary breadth (MaxB); braincase depth (BD); least interorbital constriction (IOC); mandibular length (ML) (Fig. 1).

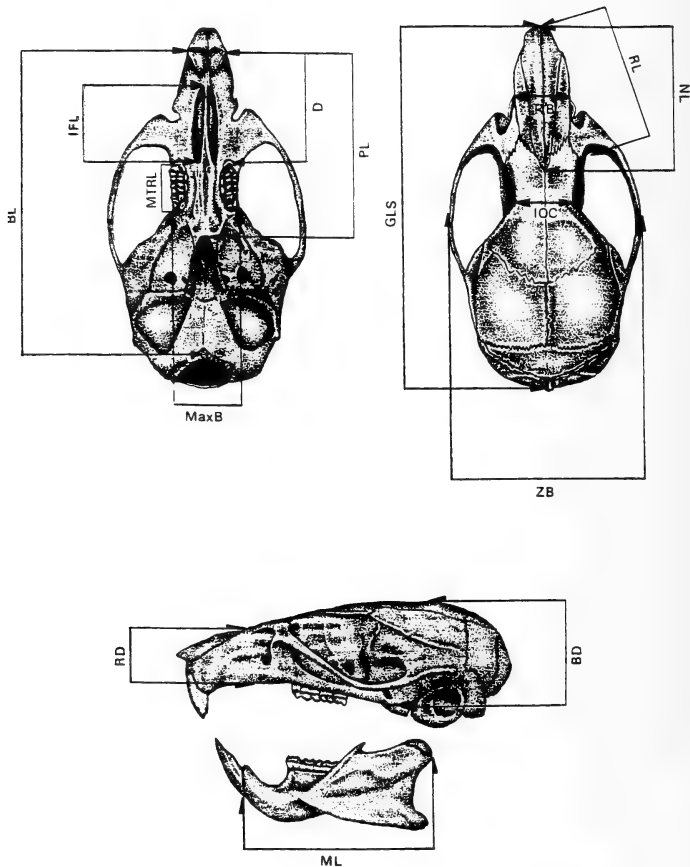


Fig 1: Fifteen measurements taken from the skulls of *Oryzomys subflavus* from Alagoas (see text for explanation of measurement abbreviations).

Descriptive statistics, including arithmetic means and standard deviations, were calculated for the fifteen cranial traits for individuals of both sexes and all different age classes. Gender data were obtained from the SNP original files. Preliminary morphometric analyses were performed to test the null hypothesis that individuals from both localities belong to the same population. Univariate Analysis of Variance showed non-significant differences between the samples for all cranial characters ($P < 0.05$), and Multivariate Analysis of Variance cor-

Table 1: Anova for age variation for 15 cranial characters, in four age classes. Statistics are: F=(F-value of univariate analysis of variance), P=(significance level of an Anova), AVC=(among age classes added variance component, in percentage).

Character	Males			Females		
	F	P	AVC	F	P	AVC
GLS	74.20	***	61	38.91	***	62
BL	78.57	***	62	38.34	***	61
NL	55.22	***	54	34.55	***	59
ZB	73.18	***	60	19.28	***	44
D	93.96	***	66	34.18	***	58
MTRL	3.84	***	5	0.44	ns	0
PL	63.26	***	57	26.58	***	52
IFL	54.93	***	53	14.28	***	36
RD	76.95	***	62	33.84	***	58
RL	64.78	***	57	42.29	***	64
RB	40.59	***	46	17.75	***	41
MaxB	22.09	***	31	7.50	***	21
BD	21.55	***	30	4.11	***	21
IOC	25.59	***	34	9.55	***	27
ML	57.74	***	55	36.73	***	60

*= $P < 0.05$; **= $P < 0.01$; ***= $P < 0.001$; ns = non significant

Table 2: Variation in means (mm) for 15 cranial characters in four age classes, with pooled sexes. Indistinguishable subsets of means are united by horizontal lines.

Age classes Character	2	3	4	5
GLS	31.43	33.85	35.01	35.83
BL	24.20	26.42	27.56	28.50
NL	12.05	13.20	13.87	14.25
ZB	16.21	17.36	18.08	18.42
D	8.28	9.19	9.77	10.15
MTRL	5.03	5.04	5.02	4.96
PL	13.29	14.30	14.86	15.26
IFL	6.49	6.96	7.21	7.40
RD	6.15	6.73	7.06	7.32
RL	11.38	12.50	13.08	13.48
RB	5.41	5.81	6.01	6.26
MaxB	5.26	5.46	5.59	5.68
BD	9.18	9.48	9.68	9.81
IOC	5.25	5.55	5.71	5.82
ML	16.29	17.67	18.24	18.74

roborated this result ($F=1.44$, $P>0.15$). Univariate and Multivariate Analysis of Variance were thus employed to investigate secondary sexual dimorphism and age effects on the same cranial characters. Age class 1 was excluded from all analyses due to its small sample size. A possible violation to the premise of homogeneity of variances is the presence of unbalanced samples in this study, which can cause sample test statistics to be artificially inflated. For this reason, for all Anovas a bootstrap procedure (1000 interactions) was used to derive empirical sampling distributions of the F-ratio and thus to obtain realistic probabilities of rejecting the null hypothesis of equality of means. Tukey HSD multiple comparison test (Norman & Streiner 1994) identified maximally non-significant subsets of means among age classes for characters that showed significant differences in the anovas for age effects. Variation in cranial characters was further partitioned into components of variance and their magnitude for the effects studied were calculated following Sokal & Rohlf (1981). Missing values (0.6 %) were estimated by multiple regression on principal components obtained from a matrix of complete individuals (the subset of the entire dataset containing only individuals that showed no missing characters). This estimation and the bootstrapped anovas were implemented by use of routines written for Matlab (version 4.2c, The MathWorks 1992) and available upon request. All other analyses were conducted using the statistical package Systat, version 5 (Wilkinson 1992).

Results

Age variation — Bootstrapped anovas on separated samples of males and females revealed highly significant ($P<0.001$) age effects for most characters except for maxillary toothrow length (MTRL), which was not statistically distinct throughout age classes ($P>0.999$) of females (Table 1). Multivariate analysis of variance showed significant differences among age classes (males, $F=96.46$, $P<0.001$; females, $F=56.94$, $P<0.001$).

The Tukey HSD multiple comparisons test with pooled sexes indicated that most measurements differed significantly ($P<0.05$) among the four age classes analyzed. Maxillary toothrow length (MTRL) was not significantly distinct between any pair of age classes. Individuals of age classes 4 and 5 overlapped in five other characters (Table 2). When sexes were analyzed separately age classes 4 and 5 were even less distinguishable.

Results of the added variance component showed that average 49 % of cranial variation of males and 44 % of females are due to growth. In eleven cranial characters the magnitude of the added component of age variation is larger for males than for females (Table 1).

Secondary sexual dimorphism — Males averaged larger than females for thirteen measurements in age classes 1 and 2, twelve of which being the same characters in both classes. Anova showed significant differences ($P<0.001$) between sexes in ten characters in age class 2 (Table 3). Males from age class 3 are larger than females in mean values for fourteen cranial characters, eleven of which being significantly dimorphic ($P<0.001$). In age class 4, males are larger in twelve cranial characters, six being statistically significant ($P<0.001$). Males are larger than females in mean values for twelve cranial characters in age class 5, but only three of these were significantly dimorphic. Manova revealed significant sex differences ($P<0.001$) for all age classes (Tables 3 and 4).

The added component of sexual variation was estimated for class 3, because this age category exhibited the largest number of sexually dimorphic characters. The results indicated that relatively more variation occurs within groups. An average of

4 % of variation in cranial traits is accounted for by the differences between sexes, and 96 % is due to residual variability within sexes (Table 4). Only maxillary tooth-row length (MTRL) showed more than 10 % of the variation due to sex differences.

Table 3: Anova of sexual variation for the four age classes separately. Statistics are: F=(F-value of Anova), P=(significance level of Anova).

Character	2		3		4		5	
	F	P	F	P	F	P	F	P
GLS	1.98	***	10.74	***	0.28	ns	2.07	ns
BL	0.97	***	5.97	***	1.62	***	0.42	ns
NL	1.17	***	1.83	**	0.05	ns	0.29	ns
ZB	0.04	ns	5.34	***	2.19	ns	2.09	ns
D	0.18	ns	1.58	ns	0.59	ns	2.58	ns
MTRL	4.79	***	16.88	***	0.66	ns	0.02	ns
PL	0.79	***	6.53	***	4.08	***	1.65	ns
IFL	1.50	***	2.84	***	3.82	***	5.96	***
RD	1.81	***	5.76	ns	2.67	***	2.75	ns
RL	2.05	***	5.68	***	0.04	ns	0.03	ns
RB	0.26	ns	4.69	***	1.25	ns	0.58	ns
MaxB	0.05	ns	0.42	ns	0.01	ns	0.03	ns
BD	0.09	ns	5.84	***	4.69	***	2.38	***
IOC	1.68	***	9.89	***	2.27	***	3.55	***
ML	1.87	***	2.37	ns	0.78	ns	0.49	ns

*=P<0.05; **=P<0.01; ***=P<0.001; ns=non significant

Table 4: Statistics of sexual variation, in age category 3, for 15 cranial characters. Statistics are: M=(mean), SD=(standard deviation), P=(significance level of Anova), AVC=(added variance component among sexes), and WVC=(added variance component within sexes).

Character	Males		Females		P	AVC	WVC
	M	SD	M	SD			
GLS	34.11	1.206	33.54	1.29	0.001	9	91
BL	26.60	1.153	26.19	1.20	0.001	5	95
NL	13.26	0.693	13.13	0.72	0.002	1	99
ZB	17.46	0.675	17.24	0.75	0.001	4	96
D	9.23	0.485	9.14	0.54	0.999	0	100
MTRL	5.08	0.159	4.99	0.14	0.001	15	85
PL	14.40	0.585	14.18	0.64	0.001	5	95
IFL	6.99	0.306	6.91	0.39	0.001	2	98
RD	6.78	0.319	6.67	0.35	0.999	4	96
RL	12.59	0.612	12.39	0.61	0.001	4	96
RB	5.85	0.301	5.75	0.33	0.001	3	97
MaxB	5.45	0.214	5.47	0.25	0.999	0	100
BD	9.53	0.326	9.42	0.30	0.001	5	95
IOC	5.61	0.288	5.48	0.30	0.001	8	92
ML	17.75	0.736	17.58	0.78	0.999	1	99

Discussion

The analysis of geographic patterns of variation is an important step in understanding the mechanisms involved in the process of differentiation within a species. It is nevertheless important to assess properly the magnitude of within-population variability before evaluating the extent of geographic variation (Patton & Rogers 1983; Thorpe 1983; Pessôa & Dos Reis 1991). Variation within populations can usually be ascribed to ontogenetic, sexual, environmental, and random factors (Straney 1978).

The ontogenetic and sexual variation found here for a population of *O. subflavus* from Alagoas state was different from that shown in the morphometric analyses of Brandt & Pessôa (1994), for a population from Pernambuco state. The two populations are from northeastern Brazil, and are geographically separated by approximately 240 km. The age criteria and the measurements are the same in both studies, therefore the results are comparable.

Although results of age variation provided similar results in univariate and multivariate analyses, the values of the added component of variance were different for the two samples. In the population from Alagoas there is more variation due to age in males than in females (49 % and 44 % respectively), whereas in the Pernambuco sample variation due to age is greater in females (56 %) than in males (32 %). In the Sergipe population, the Tukey HSD multiple comparison test for pooled sex samples showed significant differences between age classes 2–3, and 3–4 for all characters, except for maxillary tooththrow length. Age classes 4–5 showed significant differences in nine characters. For the population from Pernambuco, however, individuals of age classes 4 and 5 are not distinguishable, forming an overlapping subset for all characters. Such results indicate that variability in skull dimensions due to indeterminate growth may confound the analysis of geographic variation and taxonomic studies in *O. subflavus*.

Significant sexual dimorphism in cranial characters of *O. subflavus* was found for both populations but a more conspicuous pattern was revealed for the population from Alagoas. In age class 1, males averaged larger than females for thirteen characters in both samples, but the characters are not exactly the same. In age class 2, ten characters were statistically significant for the Alagoas population but none in Pernambuco. Age class 3 exhibited the greatest number of dimorphic characters; eleven characters differed significantly in the Alagoas sample and seven in Pernambuco, five of these being the same in both studies. In the Alagoas sample, age class 4 showed significant dimorphism in six characters and in Pernambuco only one was significant. In age class 5 males averaged larger for twelve cranial traits in Alagoas, but in Pernambuco females were larger for eleven cranial characters. No character showed significant sex differences in the population from Pernambuco. Notwithstanding only three characters being significant for the sample of age class 5 from Alagoas, it is interesting to note that they sample different and independent dimensions of the skull. This independence is corroborated by the results of Manova, which showed significant sex differences for all age classes in the Alagoas population. For the population of Pernambuco, only age class 3 had shown significant sexual dimorphism (Brandt & Pessôa 1994). In spite of the mean percentage of the

Table 5: Statistics of sexual variation, in age category 3, for 15 cranial characters of *O. subflavus*, from Pernambuco state. Modified from Brandt & Pessôa 1994.

Character	Males		Females	
	M	SD	M	SD
GLS	34.05	1.18	33.55	1.30
BL	31.30	1.10	30.87	1.25
NL	13.01	0.61	12.84	0.71
ZB	17.19	0.66	16.98	0.62
D	8.84	0.43	8.64	0.50
MTRL	5.15	0.16	5.07	0.20
PL	14.29	0.61	13.97	0.66
IFL	6.81	0.41	6.59	0.40
RD	6.41	0.34	6.26	0.34
RL	12.85	0.66	12.71	0.70
RB	5.60	0.32	5.56	0.28
MaxB	4.87	0.22	4.81	0.20
BD	9.54	0.28	9.33	0.21
IOC	5.71	0.30	5.30	0.25
ML	17.27	0.65	17.15	0.64

sexual component of variation for all characters in age class 3 being similar, the values of each character were quite different among the two populations (Table 5).

Sexual dimorphism in mammals is very common, generally with males being larger than females (Ralls 1977; Shine 1989). In rodents, the magnitude of sexual dimorphism is relatively low, especially in the smaller species (Da Fonseca & Kierulff 1989; McLain 1993). However, sexual size differences have been found in external and cranial characters of many taxa, such as phylotine rodents (Provencal & Polop 1993), kangaroo rats (Kennedy & Schnell 1978; Robertson et al. 1992), voles (Heske & Ostfeld 1990; Ostfeld & Heske 1993), chipmunks (Levenson 1990), deer mice (Xia & Millar 1987), pocket gophers (Daly & Patton 1986), muskrats (Pankakoski 1983), tuco-tucos (Malizia & Busch 1991; Gastal 1994), and bandicoot rats (Hussain et al. 1992). In the tribe Oryzomyini, sexual size dimorphism is a conspicuous feature in cranial characters of *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818), *O. chacoensis* (Myers & Carleton, 1981) and *O. fornesi* Massoia, 1973 (Myers & Carleton 1981), and in external and cranial measurements of *O. longicaudatus* (Bennett, 1832) (Gallardo & Palma 1990). In *Oryzomys argentatus* (Spitzer & Lazell, 1978) and *O. palustris* (Harlan, 1837) the males are larger than the females and usually have the characters more accentuated (Goodyear 1991).

Two main theories are commonly used to explain the evolution of sexual size dimorphism in mammals, namely sexual selection and intraspecific niche divergence (Shine 1989; Dayan & Simberloff 1994). Sexual selection may evolve from intrasexual contests for mates and intersexual mating preferences, usually in the males, producing sexual dimorphism which is maladaptive to natural selection (Lande 1980). The alternative idea is that sexual differences in body size or morphology may evolve for ecological causes, that is, to adapt the sexes to different ecological niches, decreasing intersexual competition (Shine 1989).

Among rodents, the two explanations were utilized, depending on the taxa, but it is very difficult to reconcile the evolution of sexual dimorphism. Sexual selection is the more utilized theory (Pankakoski 1983; Daly & Patton 1986; Heske & Ostfeld 1990; Levenson 1990), but niche divergence is preferred when different sexes have differential microhabitat use or when significant sex differences exist in the trophic apparatus (Kennedy & Schnell 1978; Xia & Millar 1987). For *O. subflavus* we found significant sexual dimorphism in at least one character of the trophic apparatus (maxillary tooththrow length), however there is no knowledge of niche utilization in this species.

In our intraspecific comparisons of *O. subflavus* we found evidence that local variation in magnitudes of sexual dimorphism may be associated with geographical variation in size, as can be inferred from the comparisons of mean values of males and females for each character between the two populations (Tables 4 and 5). Such a pattern of intraspecific variability could constitute an extrapolation of a trend of variation in magnitudes of sexual dimorphism that has already been noticed in comparisons between small and large rodent species (McLain 1993).

Age variation and sexual dimorphism were significant and may be variable in the populations of *O. subflavus*, suggesting that individuals of all age classes and different sexes must be separated in further studies of geographic variation. The findings showed here are preliminary and studies of other populations along the range of distribution are needed to understand and evaluate the magnitude and extension of these sources of variation before assessing geographic variation in this species.

Acknowledgments

We thank Drs Sérgio F. Dos Reis, Alcimar do Lago Carvalho and Wilson Costa for suggestions that greatly improved the manuscript. We are thankful to Dr Luiz Flamarion B. de Oliveira for allowing the study of specimens in the mammal collection of the Museu Nacional (Universidade Federal do Rio de Janeiro). We are deeply indebted to Dr Alfredo Langguth for the German translation of the abstract, and to Prof Iam Bell for revising the English version of the manuscript. This study was supported by grants from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). ARC, LMP and JAO are respectively supported by undergraduate, research (Process # 301386-92), and graduate fellowships from CNPq.

Zusammenfassung

Die Geschlechts- und Altersvariation einer Population von *Oryzomys subflavus* von Alagoas, Nordost-Brasilien, wurde morphometrisch studiert. Fünfzehn Schädelmerkmale wurden bei 366 Exemplaren gemessen und mit univariaten oder multivariaten Techniken analysiert. Die Altersvariation war in vierzehn Merkmalen sehr auffällig; der größte Anteil der Schädelvariation ist auf Wachstumseffekte zurückzuführen. Ein bedeutsamer sekundärer Geschlechtsdimorphismus wurde mit Hilfe von univariaten und multivariaten Varianzanalysen in allen Altersklassen gefunden. Unsere Ergebnisse wurden mit früheren Studien an einer Population in Pernambuco, Brasilien, verglichen. Im Vergleich dazu wies die Alagoas Population einen stärkeren Geschlechtsdimorphismus der Schädelmerkmale auf. Der Befund legt einen Zusammenhang zwischen intraspezifischer Größenvariation und Ausprägung des sekundären Geschlechtsdimorphismus nahe.

References

- Alho, C. J. R. & O. M. M. Villela (1984): Scansorial ability in *Oryzomys eliurus* and *Oryzomys subflavus* (Rodentia: Cricetidae) from the Cerrado. — Rev. Bras. Biol. 44: 403–408.

- Brandt, R. S. & L. M. Pessôa (1994): Intrapopulational variability in cranial characters of *Oryzomys subflavus* (Wagner 1842) (Rodentia: Cricetidae), in northeastern Brazil. — Zool. Anz. 233: 45–55.
- Carleton, M. D. & G. G. Musser (1989): Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microroryzomys*. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 191: 1–83.
- Da Fonseca, G. A. B. & M. C. M. Kierulff (1989): Biology and natural history of Brazilian Atlantic forest small mammals. — Bull. Florida State Mus., Biol. Sci. 34: 99–152.
- Daly, J. C. & J. L. Patton (1986): Growth, reproduction, and sexual dimorphism in *Thomomys bottae* pocket gophers. — J. Mammal. 67: 256–265.
- Dayan, T. & D. Simberloff (1994): Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. — Ecology 75: 1063–1073.
- Gallardo, M. H. & E. Palma (1990): Systematics of *Oryzomys longicaudatus* (Rodentia: Muridae) in Chile. — J. Mammal. 71: 333–342.
- Gastal, M. L. A. (1994): Densidade, razão sexual e dados biométricos de uma população de *Ctenomys minutus* Nehring 1887 (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). — Iheringia Sér. Zool. 77: 25–33.
- Goodyear, N. C. (1991): Taxonomic status of the silver rice rat, *Oryzomys argentatus*. — J. Mammal. 72: 723–730.
- Heske, E. J. & R. S. Ostfeld (1990): Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. — J. Mammal. 71: 510–519.
- Hussain, I., M. M. Ahmad & J. E. Brooks (1992): Body size, sex ratio and reproduction of *Bandicota bengalensis* in northern Punjab, Pakistan. — Pakistan J. Zool. 24: 193–198.
- Kennedy, M. L. & G. D. Schnell (1978): Geographic variation and sexual dimorphism in Ord's kangaroo rat, *Dipodomys ordii*. — J. Mammal. 59: 45–59.
- Lande, R. (1980): Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. — Evolution 34: 292–305.
- Levenson, H. (1990): Sexual size dimorphism in chipmunks. — J. Mammal. 71: 161–170.
- Malizia, A. I. & C. Busch (1991): Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). — Mammalia 55: 293–305.
- McLain, D. K. (1993): Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. — Oikos 68: 490–500.
- Moojen, J. (1952): Os roedores do Brasil. — Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro, 214 pp.
- Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae, pp. 501–755. — In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference, second edition. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Myers, P. & M. D. Carleton (1981): The species of *Oryzomys* (*Oligoryzomys*) in Paraguay and the identity of Azara's 'rat sixième ou rat à tarse noir'. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. 161: 1–41.
- Norman, G. R. & D. L. Streiner (1994): Biostatistics: the bare essentials. — Mosby-Year Book, Inc.
- Ostfeld, R. S. & E. J. Heske (1993): Sexual dimorphism and mating systems in voles. — J. Mammal. 74: 230–233.
- Pankakoski, E. (1983): Morphological variation and population structure of Finnish muskrats, *Ondatra zibethica* (L.). — Ann. Zool. Fennici. 20: 207–222.
- Patton, J. L. & M. A. Rogers (1983): Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). — Z. Säugetierk. 48: 363–370.
- Pessôa, L. M. & S. F. Dos Reis (1991): The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). — Z. Säugetierk. 56: 219–224.
- Provencal, M. C. & J. Polop (1993): Growth and determination of age in *Calomys musculus* (Rodentia, Cricetidae). — Mammalia 57: 245–254.
- Ralls, K. (1977): Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. — Amer. Natur. 111: 917–938.

- Reig, O. A. (1984): Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muróideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). — *Rev. Brasil. Genet.* 7: 333–365.
- Robertson, R. N., R. R. Hollander & J. K. Jones, JR. (1992): Secondary sexual dimorphism and geographic variation in Ord's kangaroo rat, *Dipodomys ordii*, on the Llano Estacado and in adjacent areas of Texas. — *Occas. Papers Mus., Texas Tech Univ.* 150: 1–22.
- Shine, R. (1989): Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. — *Q. Rev. Biol.* 64: 419–461.
- Sokal, R. R & F. J. Rohlf (1981): *Biometry*. — 2nd. ed. W. H. Freeman & Co.
- Straney, D. O. (1978): Variance partitioning and nongeographic variation. — *J. Mammal.* 59: 1–11.
- The MathWorks, Inc. (1992): *Matlab reference guide*. — Natick, MA.
- Thorpe, R. S. (1983): A review of numerical methods for recognising and analysing racial differentiation, pp. 404–423. — In: Felsenstein, J. (ed.): *Numerical Taxonomy*. Springer Verlag, Berlin.
- Wilkinson, L. (1992): *Systat for Windows Getting Started, Version 5*. — Evanston, Illinois.
- Xia, X. & J. S. Millar (1987): Morphological variation in the deer mice in relation to sex and habitat. — *Can. J. Zool.* 65: 527–533.

Dr. Leila Maria Pessoa and Arianna Rocha Camardella, Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, CCS–UFRJ, Av. Brigadeiro Trompowsky, s/n., Ilha do Fundão, Rio de Janeiro, RJ, 21941-590, Brasil. — João Alves de Oliveira, Departamento de Vertebrados, Museu Nacional (UFRJ), Quinta da Boa Vista, s/n., São Cristóvão, Rio de Janeiro, RJ, 20940-040, Brasil.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 19—29	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	----------	----------------

Volierenbeobachtung zur Rangordnung, Aktivitätsverteilung und Tagesrhythmik einer Gruppe von Mohrenkopfpapageien (*Poicephalus senegalus* L., 1766)

Werner Lantermann

Abstract. A group of six Senegal Parrots (aviary birds, three males, three females) were observed by a standardized observing method, recording their resting, feeding, preening, social preening, gnawing behavior and locomotion. The dominant alpha-pair was formed by "Krause" and "Kleine", the only birds in a pair bond within the group. The male alpha-bird "Krause" had to invest much more energy in keeping his outstanding position (more patterns of aggressive behavior and a reduced time for resting and sleeping) than any other bird in the group. The female "Kleine" was able to hold its sublime position with a comparatively low energy investment.

Key words. Senegal Parrots, *Poicephalus senegalus*, aviary birds, peck order, behavioral activity, diurnal rhythm.

Einleitung

Verhaltensstudien an Papageien, sowohl im Freiland als auch unter Käfig- und Volierenbedingungen, werden nach wie vor selten durchgeführt und führen dann meist nicht über die deskriptive Phase und die Erstellung von Ethogrammen hinaus. Sie beschränken sich zudem oft auf Beobachtungen von Einzeltieren oder Paaren (z. B. in der Vogelhalter-Literatur) oder auf die experimentelle Klärung bestimmter Fragen bei den domestizierten Wellensittichen (*Melopsittacus undulatus*), Nymphensittichen (*Nymphicus hollandicus*), Rosenköpfchen (*Agapornis roseicollis*) oder anderen *Agapornis*-Arten, die bereits seit der Frühzeit der Papageienethologie häufig bearbeitete Arten sind (Brockway 1964 a, b, Stamm 1960, 1962, Dilger 1960). Quantitative Studien zum Sozialverhalten von Papageienpaaren oder -gruppen sind dagegen selten (Ulrich et al. 1972, Uribe 1982, Snyder et al. 1987). Neuere Studien über Papageiensozietäten im Freiland und unter Volierenbedingungen sind in den letzten Jahren im deutschsprachigen Raum vor allem von Franck und Mitarbeitern über Sperlingspapageien (*Forpus conspicillatus*) durchgeführt worden (Roleff-Scholz 1979, Garnetzke-Stollmann 1988, Gross 1988, Eggers 1990, Wanker 1990, Garnetzke-Stollmann & Franck 1991, Wanker 1997 u. a.).

Mit diesem Beitrag soll eine weitere Studie über das soziale Verhalten einer bislang wenig bearbeiteten paläotropischen Papageienart, des Mohrenkopfpapageis (*Poicephalus senegalus*), vorgelegt werden, die eine erste quantitative Analyse der tageszeitlichen Aktivitätsverteilung und der Tagesrhythmik innerhalb einer sechsköpfigen Gruppe unter den Haltungsbedingungen in einer Voliere darstellt. Sie führt die vorangegangenen Untersuchungen zum sozialen Verhalten und zur Rangordnung dieser Gruppe von Bollwerk (1994) und Weinhold (1994) fort.

Material und Methoden

Mohrenkopfpapageien gehören mit acht weiteren Arten zur altweltlichen Papageiengattung *Poicephalus*, die zusammen mit der monotypischen Gattung *Psittacus* (Graupapageien) zur Unterfamilie Psittacinae innerhalb der Papageienfamilie Psittacidae gerechnet wird (Wolters 1975–1982). Sechs dieser neun Arten — darunter der Mohrenkopfpapagei — sind nahe miteinander verwandt und wurden in der Vergangenheit zu einem „Formenkreis“ (Grote 1926) oder zu einer „Superspecies“ (Clancey 1977) zusammengefaßt. Alle *Poicephalus*-Arten sind auf dem afrikanischen Festland (nördliche Verbreitungsgrenze etwa 15 ° nördlicher Breite) und einigen vorgelagerten Inseln beheimatet. Im Freiland bewohnen Mohrenkopfpapageien vorwiegend Savannengebiete und offene Wälder verschiedener Vegetationstypen (Fry et al. 1988). Über ihre soziale Organisation ist bislang lediglich bekannt, daß sie als Einzelvögel, in Paaren oder in Gruppen von 10 bis 20 Vögeln zusammenleben (Forshaw 1989).

Vom März 1991 bis September 1993 wurde eine anfangs zehnköpfige, seit Frühjahr 1992 sechsköpfige Gruppe von Mohrenkopfpapageien (3 Männchen, 3 Weibchen) in einer Voliere (2,4 x 1,8 x 1,8 m = L x B x H) gehalten und von einem Beobachtungsraum aus beobachtet. Alle Tiere stammten aus langjähriger Volierenhaltung des Gelsenkirchener Zoos, wiesen allesamt einen guten Körper- und Gefiederzustand auf, waren demzufolge vollständig flugfähig und ließen keine Verhaltensauffälligkeiten erkennen. Die Unterscheidung der Tiere erfolgte aufgrund einer unterschiedlichen Bauch-/Brustfärbung sowie weiterer individueller Merkmale (vgl. Bollwerk 1994). Die Haltungsbedingungen für diese Papageien hat Weinhold (1994) ausführlich beschrieben, so daß sich eine Wiederholung an dieser Stelle erübrigt.

Im genannten Beobachtungszeitraum wurden verschiedene Untersuchungen durchgeführt. So wurde u. a. die Aktivitätsverteilung der einzelnen Vögel innerhalb der Gruppe registriert. Ausgehend von einer von Roleff-Scholz (1979) angewandten Methode bei der quantitativen Erfassung des Verhaltens einer Sperlingspapageiengruppe, wurden alle sechs Vögel im Juni 1992 an zwei Tagen im Abstand einer Woche von 5 bis 21.30 h in Intervallen von je 30 min Beobachtungszeit und je 30 min Pause von jeweils drei Beobachtern beobachtet, so daß sich für jeden Vogel eine tägliche Gesamtbeobachtungszeit von 8 bzw. 8,5 Stunden ergab. Demnach wurde beispielsweise bei Vogel A am ersten Tag zu jeder vollen Stunde, bei Vogel B zu jeder halben Stunde eine 30-minütige Messung durchgeführt. Beim Wiederholungsversuch nach einer Woche wurde die Reihenfolge der Vögel in der Regel vertauscht, so daß für jedes Tier Messungen aus mindestens 16,5 Beobachtungsstunden vorliegen. In dieser Zeit wurde die Verhaltensdauer von Ruhen/Schlafen, Putzen, Sozialer Gefiederpflege, Nahrungsaufnahme, Knabbern an Gegenständen sowie Bewegungen zur Ortsveränderung mittels Stoppuhren additiv erfaßt.

Unter „Ruhen/Schlafen“ wurde sowohl der Zustand des eigentlichen Ruhens und Schlafens (mit und ohne geschlossenen Augen, oft mit zurückgedrehtem Kopf und leicht gesträubtem Gefieder) als auch die Inaktivität (bewegungsloses Verharren zwischen zwei Bewegungsabläufen) verstanden. „Putzen“ umfaßte alle Komfortverhaltensweisen, also neben dem eigentlichen Putzen (Gefiederpflege) auch Kratzen, Strecken, Gähnen. „Soziale Gefiederpflege“ meinte alle gegenseitigen oder einseitigen Putzverhaltensweisen, die auf einen Artgenossen gerichtet waren oder von einem solchen empfangen wurden. „Nahrungsaufnahme“ wurde dann registriert, wenn sich ein Vogel zum Futterplatz begab und dort offensichtlich Wasser oder Futter zu sich nahm. Auch die Aufnahme größerer Futterbrocken (Obst, Nüsse) am Futterplatz mit anschließendem Wegfliegen und Verzehr auf einem anderen Sitzast wurde in dieser Rubrik erfaßt. „Knabbern an Gegenständen“ bezeichnete keinerlei Nahrungsaufnahme, sondern das Beknabbern von Sitzästen, Schlafkästen oder Nistkästen, einschließlich des Abspänsens von Holzfasern und der anschließenden knabbernden Beschäftigung damit. „Bewegungen“ (Fliegen, Laufen) wurden dann registriert, wenn sie zum Standortwechsel dienten und nicht anderen Funktionskreisen zuzuordnen waren.

Mit der zeitlichen Erfassung dieser sechs Verhaltensbereiche ließen sich durchschnittlich etwa 96 % der gesamten Beobachtungszeit abdecken. Der fehlende Rest verteilte sich auf Meßungenauigkeiten, Reaktionsmängel der Beobachter und darüber hinaus auf weitere, selten vorkommende oder nicht einzuordnende Verhaltensweisen der Vögel. Letztere müssen in dieser Darstellung unberücksichtigt bleiben. Mit Hilfe der Meßergebnisse lassen sich nun zum

einen Aussagen treffen über die Aktivitätsverteilung der Gruppe in Abhängigkeit zur Rangordnung, zum anderen ergeben sich damit erste Erkenntnisse über die Tagesrhythmik der Vögel.

Rangordnung

Die Feststellung der Rangordnung unter den besagten sechs Vögeln ist nicht Gegenstand dieser Arbeit, ihre Kenntnis ist allerdings von entscheidender Bedeutung für die hier dargestellten Ergebnisse. Aus diesem Grund werden hier die Ergebnisse der Rangordnungstudien von Weinhold (1994) an dieser Papageiengruppe kurz referiert und dann als Grundlage für die weiteren Ausführungen benutzt.

Weinhold untersuchte dazu die soziale Appetenz, das agonistische Verhalten sowie die Reihenfolge der Vögel bei der Nahrungsaufnahme. Die einzigen verpaarten Tiere der Gruppe, das Männchen „Krause“ und das Weibchen „Kleine“, erwiesen sich als die ranghöchsten, wobei „Krause“ das Alpha-Tier darstellte und häufig in agonistische Auseinandersetzungen mit Gruppenmitgliedern verwickelt war. „Kleine“ verhielt sich dagegen wenig aggressiv gegenüber den Artgenossen, solange diese nicht in ihre Reichweite gelangten bzw. die Individualdistanz unterschritten. Außerdem waren kaum aggressive Handlungen der übrigen Gruppenmitglieder gegenüber diesem Weibchen zu verzeichnen. Daraus ergab sich der Schluß, daß „Kleine“ erst durch die Verbindung zu „Krause“ zu ihrem Rang aufgestiegen war, zumal sie neben „Pip“ das kleinwüchsigste Tier war.

An dritter Stelle in der Rangordnung folgte das Männchen „Orange“, das von „Krause“ am stärksten verfolgt wurde, während sich die unverpaarten Weibchen „Lora“ und „Pip“ merklich für „Orange“ interessierten, seine Nähe suchten und gele-

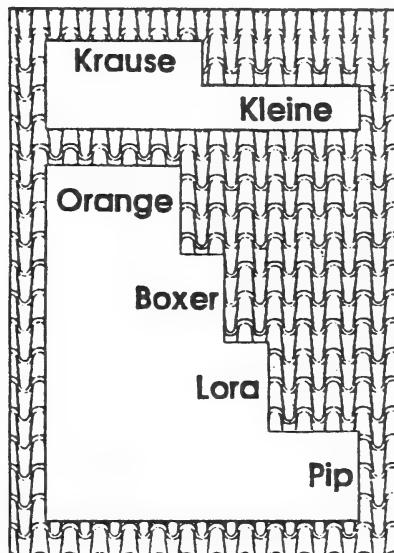


Abb. 1: Rangordnung der Mohrenkopfpapageiengruppe (mod. nach Weinhold 1994: 59).

Tabelle 1: Addierte Meßergebnisse von 6 Verhaltensweisen an zwei Tagen mit 8 bzw. 8.5 Beobachtungsstunden (in min und s).

	Krause (1)		Kleine (2)		Orange (3)		Boxer (4)		Lora (5)		Pip (6)	
	11. 6.	18. 6.	11. 6.	18. 6.	11. 6.	18. 6.	11. 6.	18. 6.	11. 6.	18. 6.	11. 6.	18. 6.
Ruhen und Schlafen	271:45	245:45	379:21	364:21	389:41	377:14	325:45	363:28	359:31	391:37	380:07	421:19
Putzen	32:51	22:29	33:54	34:56	5:58	11:52	60:48	42:18	84:47	42:59	45:06	29:32
Nahrungsaufnahme	21:09	37:44	22:55	20:14	9:59	13:03	36:28	32:31	25:04	33:39	36:27	17:18
Bewegungen	142:15	128:10	33:23	29:10	58:40	67:23	35:15	27:14	11:14	19:30	37:50	36:26
Soziale Gefiederpflege	8:04	28:27	5:20	21:46	6:32	0:54	0	2:34	3:21	1:05	0:38	0
Knabbern an Gegenständen	7:17	0	13:17	0	0:20	0	14:31	10:09	1:05	0	0:32	0
Summe	483:22	462:35	488:10	470:27	471:1	470:26	472:47	478:24	485:02	488:50	500:40	504:35
Gesamtbeobachtungszeit	510	480	510	480	510	480	510	480	510	510	510	510
erfaßter Prozentsatz	94,7	96,3	95,7	97,9	92,4	97,9	92,5	99,6	95,1	95,8	98,1	98,9

gentlich mit ihm soziale Gefiederpflege betrieben. Dabei war „Lora“ „Pip“ deutlich überlegen. Das dritte Männchen „Boxer“ nahm mit Blick auf die sozialen und agonistischen Kontakte die vierte Position in der Rangordnung ein, „Lora“ die fünfte und „Pip“ die sechste (Omega-Tier). Bei der Reihenfolge der Nahrungsaufnahme war „Boxer“ jedoch „Lora“ unterlegen und mußte mit dem Fressen warten, bis „Lora“ den Futterplatz geräumt hatte. Der soziale Vorteil des Paares in der Gruppe zeigte sich deutlich durch dessen Dominanz gegenüber den Einzelgängern. Die Rangordnung der Tiere wurde durch die bestehenden Dreiecksbeziehungen zwar etwas verwischt, erwies sich jedoch grundsätzlich als linear. Daher ergab sich zeitweise die Möglichkeit, daß rangniedere Vögel eher fraßen als ranghöhere, wenn sie von den ranghöchsten Papageien geduldet wurden (Weinhold 1994: 59).

Ergebnisse

Aktivitätsverteilung innerhalb der Gruppe

Die Meßergebnisse aus den Beobachtungsreihen gibt zunächst die folgende Tabelle wieder, wobei die Vögel in der Reihenfolge der von Weinhold festgestellten Rangordnung aufgeführt sind. Den fettgedruckten Zahlen gilt dabei besonderes Augenmerk.

Time Budget

Unter der Annahme, daß die ermittelten Werte von 8 bzw. 8.5 Beobachtungsstunden/Tag/Tier auf die gesamten hellen Stunden eines Beobachtungstages (max. 16.5 Stunden) übertragbar sind, ergibt sich zum ersten die Feststellung, daß die Vögel durchschnittlich mehr als 96 % der Zeit mit Verhaltensweisen aus den zuvor aufgeführten sechs Bereichen verbrachten.

Den höchsten Anteil darunter nahm das Ruhe- und Schlafverhalten ein. Seine Dauer betrug im Durchschnitt der Vögel 2 bis 6 genau 75 % der Beobachtungszeit. Das Alpha-Tier verbrachte dagegen nur 52.3 % der Zeit ruhend oder schlafend. Hochgerechnet auf die jeweils 30-minütigen Beobachtungslücken und unter Berücksichtigung einer durchschnittlich 96%igen zeitlichen Erfassung des Verhaltens ergibt sich somit ein Wert von 50.2 % für das Alpha-Tier und 72 % für die übrigen Tiere als mittlerer prozentualer Tagessatz, den die Tiere mit Ruhen und Schlafen verbrachten.

Den zweithöchsten Zeitaufwand erbrachten die Tiere (mit Ausnahme von „Orange“) für das Putzen und andere Komfortverhaltensweisen, nämlich durchschnittlich 7.9 % der Tageszeit, „Orange“ dagegen nur 1.7 %.

Genauso hoch war der Zeitaufwand der Vögel 2 sowie 4 bis 6 für Bewegungen zur Ortsveränderung (7.9 %). „Krause“ investierte dagegen 26.2 %, „Orange“ 12.2 % in diesen Verhaltensbereich.

Die Nahrungsaufnahmezeit lag für alle Tiere (außer „Orange“) bei 5.7 %, während „Orange“ lediglich 2.2 % der Tageszeit zur Nahrungsaufnahme verwenden konnte.

Der Zeitaufwand für die betriebene soziale Gefiederpflege ist lediglich für „Krause“ und „Kleine“ relevant (3.1 %), da alle anderen Vögel unverpaart waren und nur sehr kurze Zeitabschnitte mit sozialer Gefiederpflege verbrachten. Sie können an dieser Stelle ebenso vernachlässigt werden wie die geringen Zeitaufwendungen aller Vögel für das Knabbern an Gegenständen.

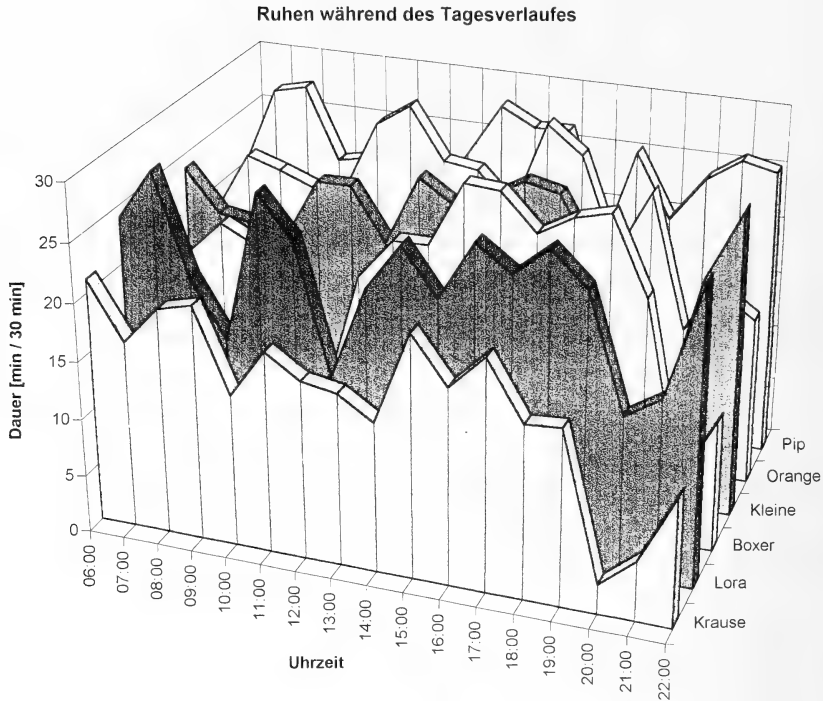


Abb. 2: Ruhen der sechs Vögel während des Tagesverlaufes (Mittelwerte aus zwei Beobachtungstagen).

Diskussion

Die Meßergebnisse in der Tabelle zeigen zum ersten eine Auffälligkeit im Bereich des Ruheverhaltens. Während die Vögel mit den Rangpositionen 2 bis 6 einen Durchschnittswert von 375 Minuten (325:45–421:19) pro Tag aufweisen, liegt „Krause“ mit den beiden Werten von 271:45 und 245:45 min merklich darunter. Dies bedeutet, daß die Aufrechterhaltung seiner ranghöchsten Position offenbar eine erhöhte Aufmerksamkeit gegenüber den Vorgängen in der Gruppe zu Lasten seiner eigenen Ruhezeiten erfordert. Genauer gesagt, lag seine durchschnittliche tägliche Ruhezeit um rund ein Drittel niedriger als bei allen anderen Tieren.

Der zeitliche Aufwandsausgleich findet sich im Bereich des Bewegungsverhaltens. Mit 142:15 und 128:10 min liegt „Krause“ in diesem Bereich etwa 4–5mal höher als die Papageien mit den Rangpositionen 4 bis 6 mit durchschnittlich 28 min Bewegungszeit pro Tag. Eine Ausnahme bildet das Bewegungspotential von „Orange“, das mit 67:23 und 58:40 min etwa doppelt so hoch liegt wie das der übrigen Vögel — abgesehen vom Alpha-Tier. Hierin spiegeln sich die zahlreichen Verfolgungsjagden und agonistischen Auseinandersetzungen zwischen „Krause“ und dem rangnächsten Männchen „Orange“ wider. Somit läßt sich zusammenfassend feststellen, daß die Verteidigung der ranghöchsten Position für „Krause“ mit einem relativ hohen Zeit- und Aktivitätsaufwand bei gleichzeitigem Verlust von Ruhezeiten verbunden war,

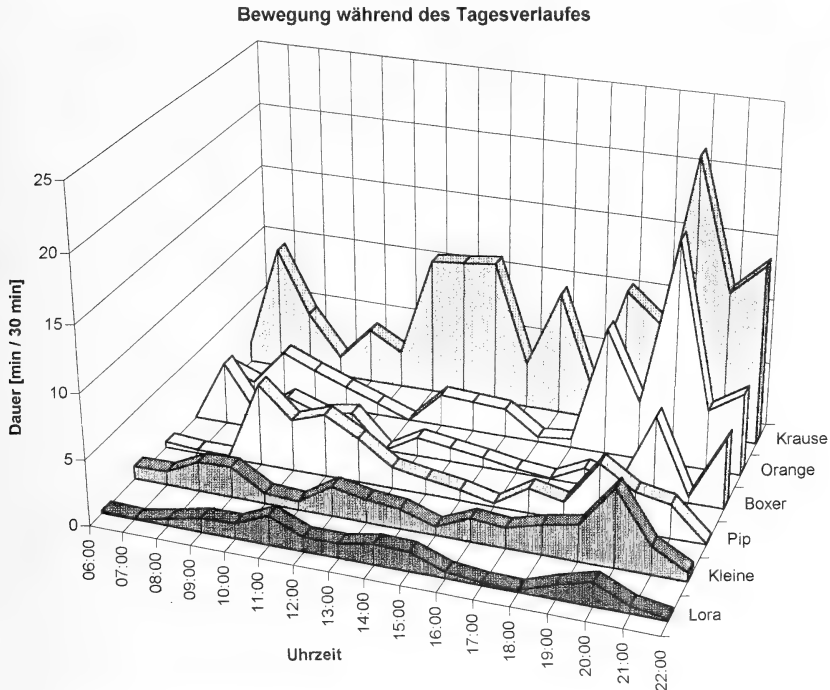


Abb. 3: Bewegungsaktivitäten der sechs Vögel während des Tagesverlaufs (Mittelwerte aus zwei Beobachtungstagen).

derweil „Orange“ ebenfalls mehr Bewegungszeit (Flucht und Verteidigung) investieren mußte als die rangniederen Vögel. Seine Ruhezeiten erwiesen sich mit 377:14 und 389:41 min jedoch als unbeeinträchtigt; sie lagen sogar höher als der Durchschnittswert der übrigen Tiere.

„Oranges“ Zeitaufwand für die vermehrten Bewegungsaktivitäten sind verbunden mit relativ geringen tageszeitlichen Anteilen im Bereich des Putz- und Freßverhaltens. Die Zeit, die für beide Bereiche investiert wurde, liegt deutlich unter den Werten aller anderen Tiere. Putzverhalten fand durchschnittlich 3–8mal, Nahrungsaufnahme 2–3mal weniger statt. Die Protokolle belegen darüber hinaus kurze Putzsequenzen und hastige, oft ängstlich wirkende Nahrungsaufnahme mit häufigem Sichern gegenüber dem Alpha-Tier. Da Putzen als stimmungsübertragende Komfortverhaltensweise die Aufmerksamkeit der übrigen Gruppenmitglieder erwecken würde, erscheint es sinnvoll, daß „Oranges“ Gefiederpflege angesichts der ausgeprägten Verfolgungsaktivitäten des Alpha-Tieres auf das notwendige Minimum beschränkt bleibt und er sich so unauffällig wie möglich verhält. Die relativ hohe Bewegungsaktivität und die geringere Nahrungsaufnahme konnten wahrscheinlich durch die längeren Ruhezeiten kompensiert werden.

Zwei Auffälligkeiten bei „Lora“ (Putzen am ersten Beobachtungstag und Bewegungsaktivitäten an beiden Tagen) lassen derzeit keine plausiblen Erklärungen zu.

Der mehr als doppelt so hohe Zeitaufwand für das Putzen am 11. 6. gegenüber dem 18. 6. mag eher zufällig gewesen sein. Die verminderten Bewegungsaktivitäten an beiden Tagen — bei einer durchschnittlich langen Ruhezeit — mögen vielleicht allererste Anzeichen einer Erkrankung gewesen sein, an der „Lora“ einige Monate nach Beendigung der Beobachtungsreihen starb. Allerdings läßt sich diese Vermutung keineswegs belegen.

Der eigentliche „Gewinner“ nach den Ergebnissen der Messungen ist das Weibchen „Kleine“, das ohne erkennbaren Mehraufwand (lediglich die für soziale Gefiederpflege aufgewendete Zeit (3.1 %) ist höher als bei den niederrangigen Artgenossen) neben „Krause“ die dominante Position innerhalb der Gruppe behaupten konnte. Weder beim Ruhen noch beim Putzen oder der Nahrungsaufnahme sind zeitliche Einbußen zu verzeichnen. „Kleine“ lebte unbehelligt und ohne kräfteraubende Zeitinvestitionen, z. B. für aggressive Auseinandersetzungen bzw. Rangordnungskämpfe.

Tagesrhythmik

Aus den Beobachtungsergebnissen läßt sich eine gewisse Tagesrhythmik der Vögel ableiten. In Abb. 4 sind die Mittelwerte der Vögel an beiden Beobachtungstagen zusammengefaßt. Demnach erreicht das Ruhepotential der Tiere nach recht konstanten Werten zwischen 6 und 12 h gegen 16 h ein Höchstmaß mit mehr als 25/30 Beob-

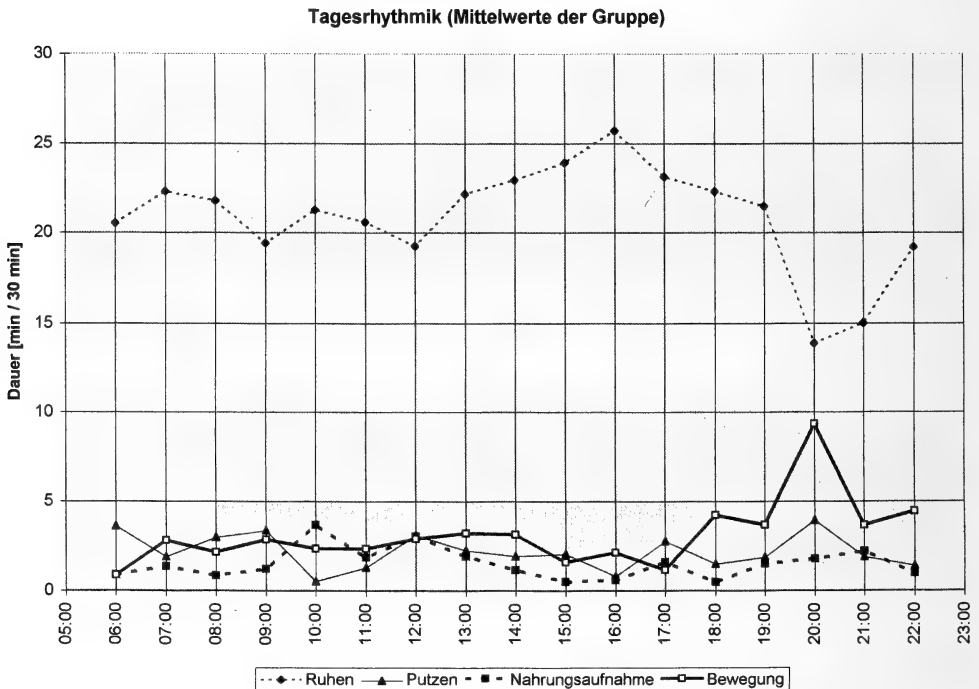


Abb. 4: Tagesrhythmik der Gruppe (Mittelwerte aus zwei Beobachtungstagen).

achtungsminuten, fällt dann abrupt ab, erreicht um 20 Uhr seinen Tiefststand mit weniger als 15/30 min und steigt danach wieder leicht an. Die Bewegungsaktivitäten liegen bis 19 h unterhalb von 5/30 min, steigen bis 20 h steil an (9/30 min) und bewegen sich ab 21 h bis zum Einbruch der Dunkelheit wiederum unterhalb der 5 min-Marke. Hierin spiegelt sich vermutlich das im Freiland allabendlich stattfindende Anfliegen der Schlafplätze wider, welches bei vielen Papageienarten mit bewegungsaufwendigen Ortswechseln und Auseinandersetzungen um die besten Ruheplätze verbunden ist (Forshaw 1989). Im Bereich des Putzverhaltens zeigen sich kleine Peaks um 6, 9, 12, 17 und 20 h. Die Hauptnahrungsaufnahme der Gruppe findet zwischen 10 und 12 h statt.

Zieht man zum Vergleich die Abb. 2 und 3 mit den Werten der einzelnen Vögel heran, ergibt sich eine differenzierte Betrachtungsmöglichkeit. Abb. 2 läßt die bereits erwähnte kürzere Ruhezeit des Alpha-Tieres „Krause“ gegenüber allen anderen Gruppenmitgliedern deutlich werden. Sie erfährt eine abrupte Unterbrechung gegen 20 h. Abgesehen von „Pip“ sinken zu diesem Zeitpunkt auch die Ruhezeiten der übrigen Vögel, wenn auch in geringerem Maße als beim Alpha-Tier. Abb. 3 macht deutlich, daß der immense Aktivitätsanstieg von „Krause“ gegen 20 h unmittelbar mit dem von „Orange“ korreliert ist. Hier spiegeln sich die zahlreichen Verfolgungsjagden des Alpha-Tieres wider. Aber auch bei den übrigen Vögeln ist ein Aktivitätsanstieg gegen 20 h zu verzeichnen. Eine Ausnahme bildet wiederum „Pip“, dessen Aktivitätspeaks gegen 9 und 19 h liegen. Die Verhaltenssynchronisation mit der übrigen Gruppe ist bei diesem rangniedrigsten Tier am geringsten ausgeprägt.

Schlußbemerkungen

Aus Volierenbeobachtungen weiß man, daß unter den Bedingungen eines Geheges auch solche Tiere Rangordnungen oder andere soziale Gruppenstrukturen bilden, von denen dies im Freiland nicht bekannt ist. Ob das auch für Mohrenkopfpapageien zutrifft, ist mangels entsprechender Feldstudien bislang nicht zu entscheiden. Bis zur Erweiterung des momentanen Kenntnisstandes durch derartige Freilandarbeiten muß es augenblicklich bei den hier dargestellten Beobachtungsergebnissen aus der Volierenhaltung bleiben, die allerdings als Momentaufnahmen einer bestimmten Papageiengruppe unter ganz bestimmten Haltungsbedingungen gelten müssen. Damit bleibt natürlich fraglich, inwieweit die hier dargestellten Ergebnisse wenigstens teilweise eine Verallgemeinerung zulassen. Wahrscheinlich würde man bei einem Vergleich mit freilebenden Mohrenkopfpapageien vor allem quantitative Unterschiede in der tageszeitlichen Organisation des Verhaltens, d. h. in der Verhaltensdauer bestimmter Elemente finden. So z. B. bei der Nahrungsaufnahme, die im Freiland durch die oft zeitaufwendige Nahrungssuche eingeleitet wird, während letztere bei der Haltung in Menschenobhut vollständig entfällt. Die dadurch freiwerdende Zeit können gehaltene Vögel somit in andere Verhaltensbereiche „investieren“, möglicherweise in Ruhezeiten oder auch in vermehrte aggressive Handlungen, wie sie z. B. zwischen „Krause“ und „Orange“ vonstatten gingen. Solche Verschiebungen im tageszeitlichen Ablauf der gehaltenen gegenüber den freilebenden Tieren hat Koenig (1971) treffend als „Wohlstandsverwahrlosung“ bezeichnet, wobei sich der Verfasser an dieser Stelle allerdings eines wertenden Urteils über die Qualität von Haltungssystemen für Papageien in menschlicher Obhut enthalten möchte.

Weitere Studien über das soziale Verhalten von Mohrenkopfpapageien, vor allem im Freiland, sind dringend geboten, um den lückenhaften Kenntnisstand über diese häufig in Menschenobhut gehaltene Art und erst recht über die noch weitaus weniger bekannten übrigen *Poicephalus*-Arten zu erweitern.

Danksagung

Die Bereitstellung von Mohrenkopfpapageien für diese Studie verdanke ich Herrn Dipl.-Biol. Wolf-Dietrich Gürtler vom Ruhr-Zoo in Gelsenkirchen. Namhafte Beobachtungsbeiträge zu dieser Arbeit hat Sandra Bollwerk, Duisburg, beige-steuert. Jana Weinhold und Ralf Schmidt, Halle, danke ich herzlich für die Durchsicht der Arbeit, für Verbesserungsvorschläge und für die Anfertigung der Diagramme.

Zusammenfassung

Bei einer sechsköpfigen Volieren-Gruppe von Mohrenkopfpapageien (je drei Männchen und Weibchen) wurden in einem standardisierten Beobachtungsverfahren sechs verschiedene Verhaltensweisen (Ruhe, Putzen, Nahrungsaufnahme, Bewegungsaktivitäten, Soziale Gefiederpflege, Beknabbern von Gegenständen) protokolliert und miteinander verglichen. Dabei zeigte sich, daß die einzigen verpaarten Vögel „Krause“ und „Kleine“ in der Rangordnung am höchsten standen. Das männliche Alpha-Tier „Krause“ mußte jedoch einen weitaus höheren Zeit- und Aktivitätsaufwand (mehr aggressive Auseinandersetzungen, weniger Ruhephasen) erbringen als jeder andere Vogel in der Gruppe, um die Alpha-Position zu halten. Das Weibchen „Kleine“ konnte dagegen seine dominante Position in der Gruppe an der Seite des aktiven Männchens mit relativ geringem Energieaufwand aufrechterhalten.

Literatur

- Bollwerk, S. (1994): Verhaltensstudien an Mohrenkopfpapageien (*Poicephalus senegalus*) in Menschenobhut — Außersoziales Verhalten. — in: S. Luft, Hrsg., Beiträge zum Verhalten des Mohrenkopfpapageien, Psittacus 3: 15–32.
- Brockway, B. (1964a): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): non-reproductive behaviour. — Behaviour 22: 193–222.
- Brockway, B. (1964b): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): reproductive-behaviour. — Behaviour 23: 294–324.
- Clancey, P. A. (1977): Variation in and the relationship of the Brown-headed Parrot of the eastern African lowlands. — Bonn. zool. Beitr. 28: 279–291.
- Dilger, C. W. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. — Z. Tierpsych. 17: 649–689.
- Eggers, T. (1990): Untersuchungen zum Brutverhalten von Augenring-Sperlingspapageien (*Forpus conspicillatus*) im Freiland und in Gefangenschaft. — Diplomarbeit, Universität Hamburg.
- Forshaw, J. M. (1989): Parrots of the world. — Blandford Press, London.
- Fry, C. H., S. Keith & E. K. Urban, Hrsg. (1988): The Birds of Africa, Vol. III. — Academic Press, London et al.
- Garnetzke-Stollmann, K. (1988): Das soziale System und die Verhaltensentwicklung des Augenring-Sperlingspapageis (*Forpus conspicillatus*). — Dissertation, Universität Hamburg.
- Garnetzke-Stollmann, K. & D. Franck (1991): Socialisation tactics of the Spectacled Parrotlet (*Forpus conspicillatus*). — Behaviour 119: 1–28.
- Gross, R. (1988): Beobachtungen zu Paar- und Geschwisterbeziehungen in einer Gruppe adulter Augenring-Sperlingspapageien (*Forpus conspicillatus*). — Staatsarbeit, Universität Hamburg.
- Grote, H. (1926): Die Gliederung des Formenkreises *Poicephalus senegalus*. — J. Orn. 67: 743–749.
- Koenig, O. (1971): Wohlstandsverwahrlosung in der Kuhreiherkolonie. — in: O. Koenig, Das Paradies vor unserer Tür, S. 32–36. — Molden, Wien et al.

- Roleff-Scholz, D. (1979): Verhaltensbeobachtungen an Augenring-Sperlingspapageien (*Forpus conspicillatus*). — Staatsarbeit Universität Hamburg.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley & C. B. Kepler (1987): The Parrots of Luquillo: Natural History of the Puerto Rican Parrot (*Amazona vittata*). — Western Found. Vertebr. Zool., L. A.
- Ulrich, S., V. Ziswiler & H. Bregulla (1972): Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris (*Trichoglossus haematodus massena*). — D. Zool. Garten (N. F.) 42: 51–94.
- Uribe, F. (1982): Quantitative ethogram of *Ara ararauna* and *Ara macao* in captivity. — Biology of Behaviour 7: 103–108.
- Wanker, R. (1990): Beiträge zur Ökologie und zum Sozialverhalten des Augenring-Sperlingspapageis (*Forpus conspicillatus*). — Diplomarbeit, Universität Hamburg.
- Wanker, R. (1997): Der Einfluß unterschiedlicher Sozialisationsbedingungen auf die Paarbindungsfähigkeit des Augenring-Sperlingspapageis (*Forpus conspicillatus*). — Papageienkunde 1: 3–100.
- Weinhold, J. (1994): Untersuchungen zur Rangordnung in einer Gruppe von Mohrenkopfpapageien (*Poicephalus senegalus*) in Volierenhaltung. — in: S. Luft, Hrsg., Beiträge zum Verhalten des Mohrenkopfpapageien, Psittacus 3: 41–63.
- Wolters, H. E. (1975–1982): Die Vogelarten der Erde. — Parey, Hamburg und Berlin.

Werner Lantermann, Drostenkampstr. 15, D-46147 Oberhausen.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 31—34	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	----------	----------------

Über das Vorkommen von *Trionyx* s. l. (Testudines: Trionychidae) im Oberoligozän von Rott (Rheinland)

Thomas Mörs

Abstract. Six fragmentary pleural plates represent a third kind of turtle in the reptilian fauna of the uppermost Oligocene (MP 30) fossilagerstätte Rott near Bonn, Germany. The sculpture of the plate fragments is indicative of the family Trionychidae. The presence of *Trionyx* sp. was already noted in the middle of the last century in one of the first faunal lists for the Rott locality. Later this taxon was no longer mentioned, probably because of the loss of most of the fossil material.

Key words. Testudines, reptilian fauna, upper Oligocene, Germany.

Einleitung

Die bereits um die Mitte des letzten Jahrhunderts entdeckten und damals auch beschriebenen Reptilreste aus den limnischen Sedimenten der oberoligozänen Fossilagerstätte Rott bei Bonn (MP 30) sind in den vergangenen Jahren zumindest teilweise einer Neubearbeitung unterzogen worden (Klembara 1985; de Broin 1990; Böhme & Lang 1991; Szyndlar & Böhme 1996). Das alte Sammlungsmaterial wurde kürzlich durch einige Neufunde aus drei in Rott abgeteuften Forschungsbohrungen ergänzt (Mörs 1995). Demnach setzt sich die Rotter Reptilfauna zusammen aus zwei Schildkrötenarten, *Chelydropsis decheni* (von Meyer) und *Palaeochelys* n.sp., ein bis zwei Lacertidenvertretern, einer Cordyliden- oder Gerrhosauridenspezies, ein bis zwei Anguidenarten, der boiden Schlange *Rottophis atavus* (von Meyer) und dem Alligator *Diplocynodon ratelii* Pomel. Ziel dieser kurzen Mitteilung ist es, auf eine weitere Schildkrötenart aus Rott aufmerksam zu machen, deren Reste zwar schon v. Dechen (1852) erwähnt hat, die aber mangels Fossilmaterial seitdem in den Faunenlisten nicht mehr aufgeführt wurde.

Trionyx s. l. aus der Rotter Blätterkohle

Im Jahr 1852 veröffentlichte v. Meyer die erste von drei Untersuchungen über Reste bzw. vollständige Funde von Wasserschildkröten aus dem Ölschiefer („Blätterkohle“) von Rott, die er sämtlich der von ihm ein Jahr zuvor aufgestellten Art *Chelydropsis decheni* (von Meyer) zuordnen konnte. In dieser Arbeit verweist er für die Lage und geologische Situation des Fundortes auf die im gleichen Jahr 1852 erschienene geologische Beschreibung des Siebengebirges von v. Dechen. In seiner Auflistung der bis dahin bekannten Vertebratenreste aus der Umgebung des Siebengebirges führt v. Dechen (1852) auch Funde aus dem Rotter Ölschiefer-Bergwerk „Grube Krautgarten“ auf. Neben dem Anuren *Palaeobatrachus gigas* von Meyer, verschiedenen Säugetieren, Vogel-, Krokodil- und Schlangenresten sowie der oben angeführten *Chelydropsis decheni* (von Meyer) nennt er als eine zweite Wasserschildkröte *Trionyx* sp.

Das nach v. Dechen (1852) in der Bonner Universitätssammlung aufbewahrte *Trionyx*-Material bestand aus einzelnen Panzerplatten, aber auch ganzen Rückenpanzern.

Seltsamerweise ist diese erste Nennung zugleich die (vorläufig) letzte, denn in den beiden späteren von v. Dechen (1861, 1884) veröffentlichten Faunenlisten von Rott taucht *Trionyx* nicht wieder auf (die Liste in v. Dechen (1861) wurde von dem Bonner Paläontologen F. H. Troschel erstellt). Auch in der letzten, posthum erschienenen Arbeit von v. Meyer (1870) wird *Trionyx* in der Übersicht über die Rotter Tetrapoden nicht genannt. Ebenso wenig findet sich in der ausführlichen, mit vielen Anmerkungen versehenen Bibliographie von Wilckens (1926) ein Hinweis auf die Existenz oder den Verbleib des Rotter *Trionyx*-Materials; allerdings wird v. Dechens Veröffentlichung von 1852 dort auch nicht zitiert. Erst in der Bibliographie der Rotter Vertebraten von v. Koenigswald et al. (1992), die neben neueren Publikationen auch bei Wilckens (1926) nicht aufgeführte Beiträge enthält, wird die v. Dechensche *Trionyx* wieder genannt, allerdings ohne weiteren Kommentar, da in der neu katalogisierten Rott-Sammlung des Bonner Instituts für Paläontologie keine Trionychiden-Reste vorhanden waren. Auch aus anderen Institutionen ist kein Material bekannt, und daher ist es verständlich, daß in den aktuellen Übersichten (Böhme & v. Koenigswald 1989, 1996; Böhme & Lang 1991; Mörs 1995, 1996) ein derart fragliches Faunenelement nicht aufgeführt wird.

Bei einer Durchsicht der systematischen Sammlung des Bonner Instituts durch den Verf. fanden sich nun jedoch sechs Bruchstücke von Panzerplatten, die aufgrund ihrer charakteristischen, netz- oder wabenartigen Oberflächenskulptur (Kallositäten) eindeutig einer trionychiden Schildkröte zuzuordnen sind, und die dem Etikett zufolge aus der „Braunkohle“ von Rott stammen. Soweit erkennbar, handelt es sich um randliche Pleuralia-Fragmente, die teilweise noch die (allerdings abgebrochenen) endständigen, dorsoventral stark abgeflachten Knochenzapfen zeigen (Abb. 1). Da das Etikett aus der Mitte des letzten Jahrhunderts stammt und die Knochenplatten ursprünglich mit Gips auf einem Holzplättchen fixiert waren wie andere Exponate der Rott-Sammlung auch, kann man wohl davon ausgehen, daß es sich bei dem Fundort der Plattenfragmente tatsächlich um Rott handelt. Die Nennung von *Trionyx* sp. in der Rotter Fauna durch v. Dechen (1852) kann damit bestätigt werden. Allerdings ist die Zuordnung der Panzerfragmente zur Gattung *Trionyx* Geoffroy 1809 (auct.) problematisch, da diese inzwischen als paraphyletisch erkannt und in diverse Gattungen (*Trionyx* s. str., *Rafetus*, *Apalone* etc.) aufgeteilt worden ist, wobei einige der Arten anderen Genera (z. B. *Chitra*) näher stehen als anderen (ehem.) *Trionyx*-Arten (Meylan 1987). Aus dem mitteleuropäischen Tertiär sind (bisher als Untergattungen) *Aspideretes*, *Amyda* und *Platypeltis* mit verschiedenen Arten nachgewiesen worden (Mlynarski 1976; Rieppel 1979). Da das Problem einer aktuelleren Gattungszuordnung anhand der vorliegenden Fragmente nicht zu lösen ist, werden die Reste hier als *Trionyx* s.l. bezeichnet.

Über den Verbleib der oben erwähnten vollständigen Rückenpanzer läßt sich leider nur sagen, daß sie sich weder in der systematischen, noch in der Rott-Sammlung des Bonner Instituts befinden. Die Plattenfragmente werden heute in der Rott-Sammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Bonn unter der Inventarnummer IPB-Ro 4422a-f aufbewahrt.

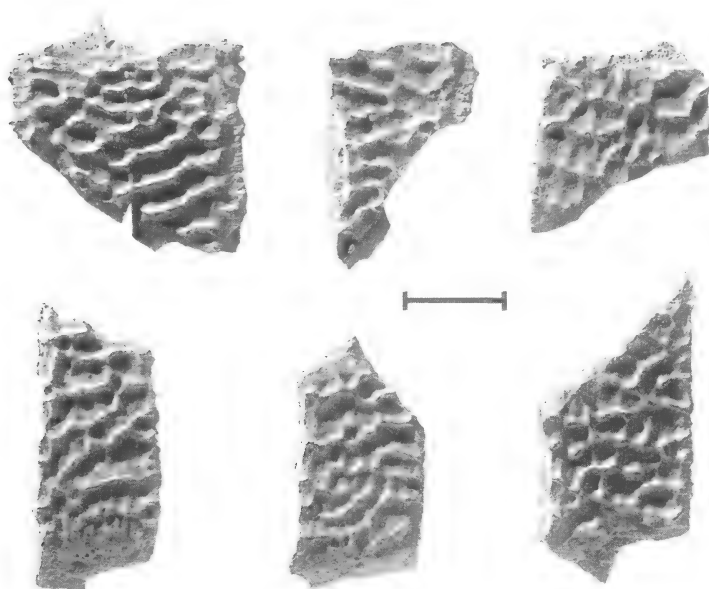


Abb. 1: Plattenfragmente von *Trionyx* s. l. aus Rott, IPB-Ro 4422a-f. Maßstab: 10 mm.

Schlußbemerkung

Dank der „Wiederentdeckung“ der Trionychiden-Reste beinhaltet die Rotter Reptilfauna neben Squamaten und dem Alligator *Diplocynodon* nun drei Schildkröten-Taxa: *Chelydrosis decheni* (von Meyer), *Trionyx* s. l. und *Palaeochelys* n.sp. de Broin. Bei den von v. Koenigswald et al. (1992) aufgeführten Resten von Landschildkröten, Testudinidae indet., handelt es sich um die neue *Palaeochelys*-Art, also eine Sumpfschildkröte aus der Unterfamilie Geoemydinae (de Broin 1990).

Die Reptilien sind, abgesehen von den noch erheblich spärlicheren Vogelresten, die am schlechtesten überlieferte Wirbeltiergruppe in Rott. Dennoch weisen die nunmehr drei Schildkrötenarten darauf hin, daß auch bei der Reptilfauna mit einer größeren Diversität zu rechnen ist, als die wenigen Funde zunächst vermuten lassen. Ein besseres Verständnis dieser wichtigen Fundstelle aus dem terminalen Oligozän wird aber nur durch systematische Grabungen zu erlangen sein.

Dank

Herrn Prof. Dr. W. Böhme (ZFMK) und Frau Dipl.-Geol. D. C. Kalthoff (IPB) sei für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und hilfreiche Kommentare gedankt sowie unserem Fotografen Herrn G. Oleschinski für die Anfertigung der Abbildung.

Zusammenfassung

Sechs Plattenfragmente belegen ein drittes Schildkrötentaxon in der Reptilfauna der oberoligozänen Fossilagerstätte Rott bei Bonn. Die Reste lassen sich *Trionyx* s.l. zuordnen. *Trionyx* sp. wurde schon in einer der ersten Faunenlisten aus der Mitte des letzten Jahrhunderts genannt, danach gerieten die Funde aber anscheinend in Vergessenheit.

Literatur

- Böhme, W. & W. von Koenigswald (1989): Die Schwanzlurche und Reptilien von Rott. — In: Koenigswald, W. von (Hrsg.): Fossilagerstätte Rott bei Hennef am Siebengebirge, 59–64. Rheinlandia, Siegburg.
- Böhme, W. & W. von Koenigswald (1996): Schwanzlurche und Reptilien aus Rott. — In: Koenigswald, W. von (Hrsg.): Fossilagerstätte Rott bei Hennef im Siebengebirge, 75–81. Rheinlandia, Siegburg.
- Böhme, W. & M. Lang (1991): The reptilian fauna of the late Oligocene locality Rott near Bonn (Germany) with special reference to the taxonomic assignment of „*Lacerta*“ *rottensis* von Meyer, 1856. — N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1991 (9): 515–525.
- Broin, F. de (1990): Une nouvelle espèce de Geoemydinae de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne) et le problème de la définition du genre *Palaeochelys*. — In: Société géologique de France (Hrsg.): Congrès National de Paléontologie, Paris 1990, 23. Paris.
- Dechen, H. von (1852): Geognostische Beschreibung des Siebengebirges am Rhein. — Verh. naturhist. Ver. preuss. Rheinld. u. Westph. 9: 289–567.
- Dechen, H. von (1861): Geognostischer Führer in das Siebengebirge am Rhein. — 431 S. Henry & Cohen, Bonn.
- Dechen, H. von (1884): Geologische und Paläontologische Übersicht der Rheinprovinz und der Provinz Westfalen, sowie einiger angrenzenden Gegenden. — 933 S. A. Henry, Bonn.
- Klembara, J. (1985): Über eine Panzerschleiche aus dem Fröhmiozän von Rott bei Bonn (Reptilia: Anguidae). — Bonn. zool. Beitr. 36: 99–103.
- Koenigswald, W. von, Th. Martin, Th. Mörs & H. U. Pfreundt (1992): Die oberoligozäne Wirbeltierfauna von Rott bei Hennef am Siebengebirge. Synonymien und Literatur 1828–1991. — Decheniana 145: 312–340.
- Meyer, H. von (1852): Ueber *Chelydra Murchisoni* und *Chelydra Decheni*. — Palaeontographica 2 (5): 237–247.
- Meyer, H. von (1870): Ueber *Titanomys Visenoviensis* und andere Nager aus der Braunkohle von Rott. — Palaeontographica 17 (5): 225–232.
- Meylan, P. A. (1987): The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 186 (1): 1–96.
- Mlynarski, M. (1976): Testudines. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 7. — 130 S. G. Fischer, Stuttgart-New York.
- Mörs, Th. (1995): Die Sedimentationsgeschichte der Fossilagerstätte Rott und ihre Alters-einstufung anhand neuer Säugetierfunde (Oberoligozän, Rheinland). — Courier Forsch.-Inst. Senckenberg 187: 1–129.
- Mörs, Th. (1996): Die Säugetiere der oberoligozänen Fossilagerstätte Rott bei Bonn (Rheinland). — Decheniana 149: 205–232.
- Rieppel, O. (1979): Eine neue *Trionyx* (Reptilia, Chelonia) aus der oberen Süßwassermolasse von Oerlikon, Kanton Zürich. — Vierteljschr. Natforsch. Ges. Zürich 124: 141–155.
- Szyndlar, Z. & W. Böhme (1996): Redescription of *Tropidonotus atavus* von Meyer, 1855 from the upper Oligocene of Rott (Germany) and its allocation to *Rottophis* gen. nov. (Serpentes, Boidae). — Palaeontographica A 240 (4–6): 145–161.
- Wilckens, O. (1926): Materialien und Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Umgegend von Bonn. — Sitzungsber. Naturhist. Ver. preuß. Rheinld. u. Westf. C 1925: 9–47.

Dr. Thomas Mörs, Institut für Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Nußallee 8, D-53115 Bonn.

The Reptilia of Albania: Species composition, distribution, habitats

Idriz Haxhiu

Abstract. From 1976 till 1991 information on the distribution of reptiles in Albania was collected systematically, and supplementary data have since been added. Of the 37 species found in Albania fifteen occur all over the country, although seven of them are very rare in the Mediterranean hilly climate zone. Eleven species have a limited range and live mostly in the lowland and the hilly zone along the Adriatic and Ionian coast, as well as in the valleys of the rivers flowing into these seas. The other species are locally distributed.

Key words. Reptilia, Albania, distribution.

Introduction

This paper refers to data on the reptilian fauna of Albania collected during extensive field work. Most of the studies and publications of Albanian specialists have been made after the year 1975 (Haxhiu 1979, 1980, 1981, 1985, 1989, 1992, 1995; Haxhiu & Koni, in press), with only one previous publication (Zeko & Puzanov 1960).

Some foreign authors have published brief reports after their excursions in Albania (De Fejervary 1923; Frommhold 1959) or have published articles without having observed the reptiles themselves and refer to other authors (Bruno 1988, 1989; Calabresi 1932; Dimovski 1959, 1964). Conclusions about the situation in Albania have also been drawn from material deposited in museums (Gayda 1940; Kopstein & Wettstein 1921; Cei 1943).

Here the results of 15 years of observations in many regions of Albania are presented in order to document information on the number of reptilian species that are native in this country. The report includes details of the geographical distribution of the species and mentions special biological and zoogeographical data of interest.

Materials and methods

This work is based on field observations made in the years 1976—1991 in the course of numerous expeditions in many areas of Albania. During this extensive survey of the country, from the lowlands to mountain regions at altitudes up to 2000 m, a number of specimens have been collected and examined morphometrically. The paper also incorporates the findings of 20 collaborators who, by their practical work towards a diploma, have contributed much to the knowledge of the Albanian herpetofauna.

In these expeditions, altogether amounting to about 1000 days of observation, we took detailed notes in the field about the biotope of each species — its location, altitude, vegetation and exposure of the terrain — and collected data on the geographic distribution, the reproductive period and its dependence on climate and altitude, as well as the food preferences and the period of lethargy. For the species recorded here, the Albanian name is also given.

Examples of all the species found in Albania have been collected and preserved. The specimens have been deposited in the Museum of Natural Sciences at the University of Tirana.

Results

Landscape and climate

The variety of species of reptiles occurring in Albania, in a small geographical area, is greater than in other countries of Europe. This is due to the diversity of the climate in Albania, which is affected by the Mediterranean lowland climate, Mediterranean hilly climate, Mediterranean premountain climate and Mediterranean mountain climate, as well as to the varied terrain, with fields, marshes, hills, rivers, brooks, valleys, a great number of lakes, and mountains that may be densely or sparsely forested, with numerous meadows, or rocky with little or no vegetation. For details of the climatic conditions in Albania see Haxhiu (1994).

The Reptilia

Testudines

Emydidae

Emys orbicularis (Linnaeus, 1758) — Breshke uji, Breshkujce

Widespread in Albania; in the plains and hilly zone up to the altitude of 1000 m. Here it lives in three climatic zones (Fig. 1). It occurs in various watery surroundings such as swamps, canals, pools, streams, water reservoirs, freshwater lakes as well as in brackish ponds (Lezha, Shengjin) near the sea. It prefers places rich in aquatic plants.

Localities: 1 Shkoder, 2, 3 Liqeni i Shkodres, 4 Lumi Drin, 5 Buna, 6 Bushat, 7 Velipoje, 8 Vau i Dejes, 9 Barbullush, 10 Lezhe, 11 Torovice, 12 Tale, 13 Zejmen, 14 Tropoje, 15 Kukes, 16 Peshkopi, 17 Rreshen, 18 Burrel, 19 Milot, 20 Bregu i Matit, 21 Laç, 22 Patok, 23 Mamurras, 24 Fushe Kruje, 25 Ishem, 26 Manez, 27 Katundi i Ri, 28 Hamalle, 29 Rrushkull, 30 Shijak, 31 Vore, 32 Valias, 33 Kamez, 34 Yzberisht, 35 Petrele, 36 Vaqar, 37 Ndroq, 38 Kavaje, 39 Karpen, 40 Spidhe, 41 Kryevideh, 42 Luzi i Vogel, 43 Rrogozhine, 44 Peqin, 45 Elbasan, 46 Cerrik, 47 Belsh, 48 Gramsh, 49 Divjake, 50 Lushnje, 51 Krutje, 52 Poshnje, 53 Ura Vajgurore, 54 Berat, 55 Kemishtaj, 56 Seman, 57 Libovshe, 58 Mbrostar, 59 Roskovec, 60 Kurjan, 61 Fier, 62 Patos, 63 Pojan, 64 Levan, 65 Prrenjas, 66 Pogradec, 67 Maliq, 68 Korçe, 69 Polene, 70 Mifole, 71 Narte, 72 Orikum, 73 Ballsh, 74 Memaliaj, 75 Erseke, 76 Finiq, 77 Fusha Libohoves, 78 Mavropull, 79 Virua, 80 Butrint, 81 Vrine.

Mauremys caspica rivulata (Valenciennes, 1833) — Breshke uji, Breshkujce

Common in western Albania in the low and hilly regions which belong to the hilly and lowland Mediterranean climatic region (Fig. 2). It lives in watery surroundings with or without swamps, canals, pools, or streams, as well as in brackish water (Butrint, Shengjin) near the sea. It is abundant in the southern zone (Sarande), but very rare in the northern zone (Lezhe, Shkoder).

Localities: 1 Shkoder, 2 Berdise, 3 Torovice, 4 Shengjin, 5 Bregu i Matit, 6 Milot, 7 Mamurras, 8 Fushe Kruje, 9 Ishem, 10 Fushe Preze, 11 Vore, 12 Shijak, 13 Rrushkull, 14 Kashar, 15 Ndroq, 16 Golem, 17 Kavaje, 18 Karpen, 19 Rrogozhine, 20 Peqin, 21 Cerrik, 22 Lushnje, 23 Poshnje, 24 Pojan, 25 Mifole, 26 Narte, 27 Orikum, 28 Mavropull, 29 Finiq, 30 Butrint.

Testudinidae

Testudo graeca iberia Pallas, 1814 - Breshkë

May occur in southeastern Albania, the region of Korça. Two specimens caught at Prespa (Kallams) have morphologic characteristics which are similar to those of *T. graeca*, but there is also a finding of one specimen of *T. hermanni* (Haxhiu 1985) (Fig. 3).

Locality: 1 Prespa e Madhe.

***Testudo hermanni hermanni* Gmelin, 1789 — Breshka e zakonshme**

Common all over Albania from the sea coast up to the altitude of 1000 m (Fig. 4). It lives in various surroundings, bushy places, open forests, places with stones, rocks and bushes, streams, rivers and lakes as well as in gardens, where it feeds on cultivated plants and on fallen fruits. In the Mediterranean lowland climatic zone (Divjake, Golem, Kune) some specimens had fully developed eggs at the beginning of June. There were 4–9 eggs, whitish in colour and round.

On the plains and in hilly zones with intensive cultivation it is much rarer. In most natural, noncultivated zones it is very common and lives in high density.

Localities: 1 Hot, 2 Koplik, 3 Tarabosh, 4 Muriq, 5 Bregu i Bunes, 6 Tepe, 7 Kir, 8 Vau i Dejes, 9 Velipoje, 10 Bushat, 11 Barbullush, 12 Tropoje, 13 B. Curri, 14 Gryka e Valbones, 15 Llugaj, 16 Helshan, 17 Krume, 18 Kukes, 19 Bele e Poshteme, 20 Kolan, 21 Fushe Arrez, 22 Puke, 23 Kaçinar, 24 Karthpule, 25 Bicaj, 26 Bushtrice, 27 Zalldardhe, 28 Mali i Rrensit, 29 Shengjin, 30 Lezhe, 31 Bregu i Matit, 32 Rubik, 33 Rreshen, 34 Fushe Kuqe, 35 Milot, 36 Laç, 37 Mamurras, 38 Ishem, 39 Ulze, 40 Bruç, 41 Burrel, 42 Klos, 43 Bulqize, 44 Maqellare, 45 Muher, 46 Sillove, 47 Kastriot, 48 Peshkopi, 49 Manez, 50 Hamalle, 51 Rrushkull, 52 Bishti i Palles, 53 Vore, 54 Fushe Kruje, 55 Bërxull, 56 Kashar, 57 Petrele, 58 Vaqar, 59 Peze, 60 Shijak, 61 Golem, 62 Karpen, 63 Spidhe, 64 Kavaje, 65 Rrogozhine, 66 Peqin, 67 Elbasan, 68 Labinot, 69 Librazhd, 70 Prrenjas, 71 Tushemisht, 72 Pogradec, 73 Vloreke, 74 Cerrik, 75 Belsh, 76 Lushnje, 77 Divjake, 78 Krutje, 79 Kemishtaj, 80 Libovshe, 81 Mbrostar, 82 Seman, 83 Pojan, 84 Levan, 85 Fier, 86 Patos, 87 Roskovec, 88 Kurian, 89 Poshnje, 90 Berat, 91 Gramsh, 92 Gjerbes, 93 Leshnice, 94 Prespe, 95 Maliq, 96 Korçë, 97 Polene, 98 Bilišt, 99 Shemetire, 100 Erseke, 101 Leskovik, 102 Kakruke, 103 Çorovode, 104 Ballsh, 105 Mallakaster, 106 Qafa Këçikut, 107 Mifole, 108 Sazan, 109 Uji i Ftoht (Vlore), 110 Orikum, 111 Kote, 112 Gjorm, 113 Memaliaj, 114 Tepelene, 115 Kelcyre, 116 Permet, 117 Uji i Ftoht (Tepelene), 118 Picar, 119 Virua, 120 Libohove, 121 Vrisera, 122 Dhermi, 123 Himare, 124 Borsh, 125 Lukove, 126 Delvine, 127 Mavropull, 128 Çuke, 129 Ksamil, 130 Konispol.

***Testudo marginata* Schoepff, 1792 — Breshka malore**

It occurs in southwestern Albania (Fig. 5). We have found this species only in recent years in some places in the Sarande district. It lives in this zone in sympatry with *T. hermanni*. It prefers places with bushes and plants, with stones and rocks, and also lives in valleys with dense vegetation.

Localities: 1 Sarande, 2 Ksamil, 3 Butrint, 4 Mali i Stillos, 5 Konispol.

Chelonidae***Caretta caretta caretta* (Linnaeus, 1758) — Breshka me pllaka e detit**

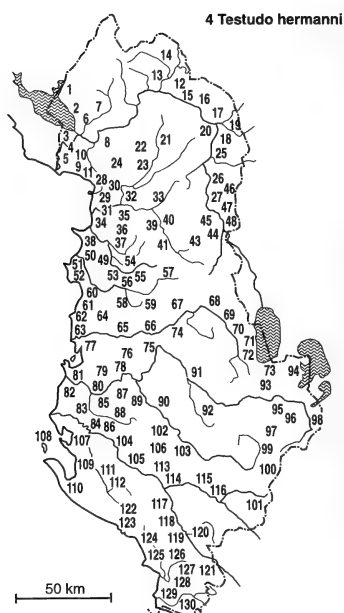
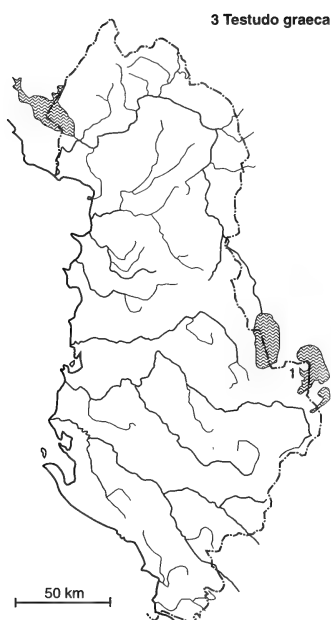
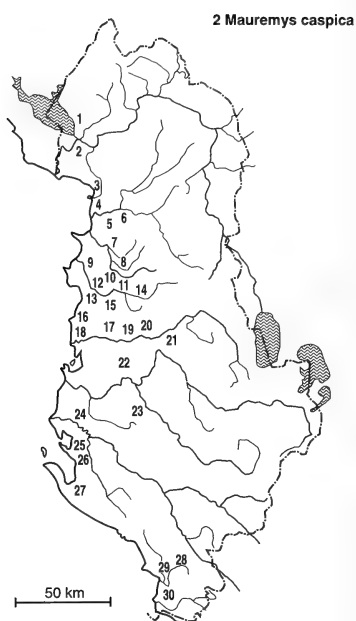
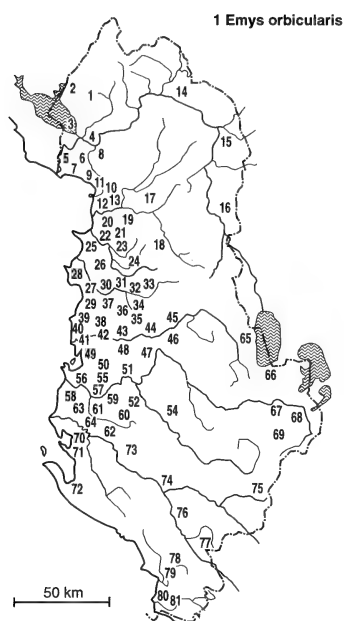
Occurs in the Ionian and Adriatic seas, and is the most common marine turtle of our country. This is evident from the fact that specimens of this species are caught by fishermen of all harbours along the Albanian coast. They were also caught during our fishing trips along the shores of the Adriatic sea (Velipoje, Kune, Bishti i Palles, Currila, Karpen) (Fig. 6). Furthermore, dead individuals were found on the beaches.

Localities: 1 Velipoje, 2 Shengjin, 3 Patok, 4 Lalez, 5 Durres, 6 Karpen, 7 Divjake, 8 Narte, 9 Vlore, 10 Himare, 11 Sarande.

***Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761) — Breshka lëkurore e detit**

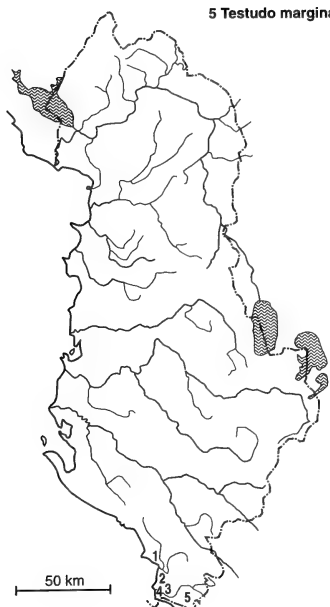
Very rare. So far only one individual has been caught by a fishing-boat in Shengjin (Fig. 7). The specimen is preserved in the Museum of Natural Sciences in Tirana (Haxhiu 1985; Zeko & Puzanov 1960).

Locality: 1 Shengjin.

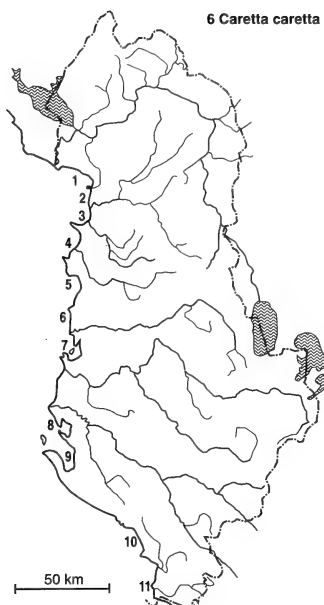


Figs 1—37: Distribution maps of the reptilian species found in Albania.

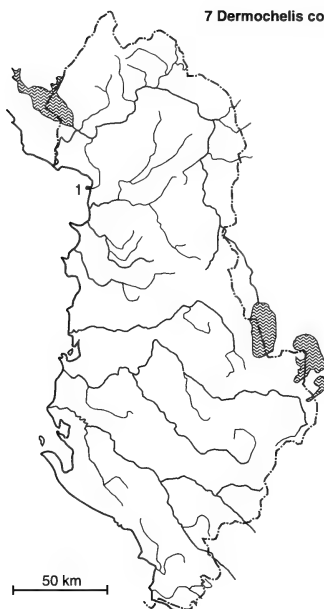
5 *Testudo marginata*



6 *Caretta caretta*



7 *Dermochelis coriacea*



Sauria

Gekkonidae

Cyrtodactylus kotschy bibroni (Steindachner, 1870) — Zhapiu me lara i shtëpisë

It occurs in the coastal zone from Shkoder to Vlore (Fig. 8). The northernmost limit of this species is Shkoder.

The animals prefer staying on the highest part of the walls and during the night under the roofs of old town houses. In those buildings they coexist with *Hemidactylus turcicus*. *C. kotschy* occupies the highest part of the buildings, while *H. turcicus* lives in the low parts beside the foundations. However, in buildings not inhabited by *C. kotschy*, *H. turcicus* lives in the upper regions more than lower down. Probably *C. kotschy* is in competition with *H. turcicus*. According to our observations *C. kotschy* is quicker and more skillful than *H. turcicus*. *H. kotschy* also is a competitor of *H. turcicus* for food. Egg laying was observed at the end of June; their number was 2—3.

Localities: 1 Shkoder, 2 Rozafat, 3 Lezhe, 4 Tirane, 5 Durres, 6 Kavaje, 7 Lushnje, 8 Vlore, 9 Uje i Ftoht (Vlore).

Hemidactylus turcicus turcicus (Linnaeus, 1758) — Zhapiu i zakonshëm i shtëpisë

It has a broader geographic distribution than *C. kotschy* (Fig. 9). It lives in sunny places, in old houses, in torrents, basement flats, paved courtyards, etc.

Several times it was found in flats only a few years old, up to the fourth floor. This species has been reduced in the towns where many old buildings have been demolished to build the new ones. Egg laying was observed at the end of June (2 eggs).

Localities: 1 Shkoder, 2 Kala e Shkodres, 3 Lezhe, 4 Shengjin, 5 Tirane, 6 Durres, 7 Kavaje, 8 Elbasan, 9 Lushnje, 10 Fier, 11 Berat, 12 Vlore, 13 Uji i Ftoht (Vlore), 14 Sazan, 15 Dhermi, 16 Himare, 17 Borsh, 18 Gjirokaster, 19 Sarande, 20 Ksamil, 21 Butrint.

Lacertidae

Algyroides nigropunctatus (Dumeril & Bibron, 1839) — Hardhuca e shkëmbinjve

It is common all over Albania from the seashore up to the altitude of about 1500 m (Fig. 10). The northern boundary is not the Drini river in Albania, for we found it in the Alps, the northernmost places yet recorded. The horizontal and vertical distribution of this species in Albania is characteristic (Haxhiu 1991). In all other countries there is a smaller vertical distribution dimension.

It lives in rocky and stony places with rare plants, along streams and rivers. The number of individuals is small in most localities, but we found it with high frequency, 4—5 individuals per 20 square meters on Sazani island.

Localities: 1 Valbone, 2 Dragobi, 3 Klisyre, 4 Markaj (Bisheve), 5 Gryka Rodeshes, 6 Curraj i Poshtem, 7 Begaj, 8 Drin, 9 Tropoje, 10 Kulla e Lumes, 11 Kalimash, 12 Bele, 13 Koman, 14 Drin (Kukes), 15 Vau i Dejes, 16 Tarabosh, 17 Shengjin, 18 Rreshen, 19 Kulme, 20 Ulze, 21 Urake, 22 Muher, 23 Maqellare, 24 Shupenze, 25 Kruje, 26 Osum, 27 Tomor, 28 Ujanik, 29 Gjerbes, 30 Polican, 31 Burgullas, 32 Dobrushe, 33 Selan, 34 Therepel, 35 Kakruke, 36 Milove, 37 Leshnje, 38 Çorovode, 39 Veleshnje, 40 Osoje, 41 Çernishte, 42 Prespe, 43 Sazan, 44 Karaburun, 45 Kusbaba, 46 Uji i Ftoht (Vlore), 47 Orikum, 48 Dhermi, 49 Himare, 50 Piqeras, 51 Borsh, 52 Lukove, 53 Sarande, 54 Finiq, 55 Çuke, 56 Ksamil, 57 Butrint, 58 Stillo.

Lacerta agilis Linnaeus, 1758 — Zhapiu i ngathët

It has been found in the Alps, in the mountains of Kukes district (Koritnik, Gjallice, mountain near the village Shishtavec) and Mt Korabi, furthermore in the mountains of Gramshi (Fig. 11). It lives in the alpine meadows at the altitude of 1200—1800 m in places with stones and small bushes. Generally the populations are small. At the altitude 1750 m (Mt Korabi, Grame) we found females in the middle of July, with fully developed eggs. The number of eggs was 4—7, yellow in colour and round.

Localities: 1 Vermosh, 2 Shkelzen, 3 Shistavec, 4 Gjalice, 5 Korab.

***Lacerta trilineata* Bedriaga, 1886 — Zhapiu me tri vija**

It occurs in the lowland and hilly zones of the western part of Albania as well as in some mountainous zones of middle Albania (the Leshnja mountains) up to 1600 m altitude (Fig. 12). The northern boundary of distribution according to our present findings is in the hills from Lezhe (Shengjin) to Shkoder (Velipoja). It prefers places with bushes, stones and rocks, also sites near swamps. The populations have few individuals.

Localities: 1 Shkoder, 2 Lezhe, 3 Mali Shengjinit, 4 Mamurras, 5 Fushe Kuqe, 6 Fushe Kruje, 7 Vore, 8 Bërsh, 9 Petrele, 10 Qafe Krrabe, 11 Elbasan, 12 Berat, 13 Gramsh, 14 Fier, 15 Korçe, 16 Skrapar, 17 Vlore.

***Lacerta viridis* (Laurenti, 1768) — Zhapiu i gjelbër**

It can be found everywhere in Albania, from the littoral zone up to the high mountainous zones at about 1500 m (Mt Koritnik). In the Saranda district (Konispol) we found large individuals with a body length of 440 mm (Fig. 13).

It prefers various habitats: places with brushwood, stones and rocks, open wood, river banks and streams, garden fences, forests with pine trees, beech, oak, mixed woods etc. In the warm seashore zone it emerges from winter lethargy in the middle of March. In the lowland zones (Sarande: Bistricë, Butrint and Lezhe) we observed some individuals fully developed with eggs at the beginning of June. The number of eggs is 10–14; they are oval.

Localities: 1. Tamare, 2 Hot, 3 Bajze, 4 Koplik, 5 Tarabosh, 6 Vau i Dejes, 7 Bushat, 8 Velipoje, 9 Barbullush, 10 Mali i Shengjinit, 11 Lezhe, 12 Kune, 13 Karthpule, 14 Kaçinar, 15 Puke, 16. B. Curri, 17 Dragobi, 18 Tropoje, 19 Koritnik, 20 Kukes, 21 Bele e Siperme, 22 Gjalice, 23 Kam, 24 Fushe Arrez, 25 Sllave, 26 Muher, 27 Peshkopi, 28 Shupenze, 29 Bulqize, 30 Rreshen, 31 Bruç, 32 Ulze, 33 Burrel, 34 Qafe Shtame, 35 Milot, 36 Laç, 37 Mamurras, 38 Fushe Kuqe, 39 Ishem, 40 Manëz, 41 Fushe Kruje, 42 Hamallë, 43 Vore, 44 Bërsh, 45 Dajt, 46 Petrele, 47 Rrushkull, 48 Shijak, 49 Golem, 50 Karpen, 51 Spidhe, 52 Kavaje, 53 Vaqar, 54 Peze, 55 Rrogozhinë, 56 Peqin, 57 Elbasan, 58 Qafe Krrabe, 59 Labinot, 60 Librazhd, 61 Prrënjës, 62 Tushemisht, 63 Vloreke, 64 Cerrik, 65 Belsh, 66 Lushnjë, 67 Divjake, 68 Krutje, 69 Kemishtaj, 70 Libovshë, 71 Mbrostar, 72 Seman, 73 Pojan, 74 Levan, 75 Fier, 76 Patos, 77 Roskovec, 78 Kurian, 79 Poshnjë, 80 Berat, 81 Gramsh, 82 Gjerbes, 83 Leshnë, 84 Prespe, 85 Maliq, 86 Korçe, 87 Polene, 88 Bilišt, 89 Shemetirë, 90 Erseke, 91 Leskovik, 92 Kakrue, 93 Çorovodë, 94 Ballsh, 95 Mallakastër, 96 Qafa Këçokut, 97 Mifole, 98 Nartë, 99 Uji Ftohtë (Vlorë), 100 Orikum, 101 Kote, 102 Gjorm, 103 Memaliaj, 104 Tepelene, 105 Këlcyre, 106 Permet, 107 Uji Ftohtë (Tepelene), 108 Picar, 109 Virua, 110 Libohovë, 111 Vriserë, 112 Llogara, 113 Dhermi, 114 Himarë 115 Borsh, 116 Delvine, 117 Mavropull, 118 Ksamil, 119 Butrint, 120 Konispol.

***Lacerta vivipara* Jacquin, 1787 — Zhapiu që lind këlyshë**

It was found on Mt Korabi (near Panair) at an altitude of about 2200 m (Fig. 14). It probably occurs also in the other areas of Albania with grass, especially in the Alps.

Locality: 1 Korab.

***Podarcis erhardii* Bedriaga, 1882 — Hardhuca e gurëve**

We have found it in the Prespa region (Fig. 15). Certainly, it has a wider geographic distribution in Albania.

Locality: 1 Prespe.

***Podarcis melisellensis fiumana* Werner, 1891 — Hardhuca e vogël e gjelbër**

Found in the district of Tropoje in the valley of the Drini and Valbona Rivers (Fig. 16). It probably has a wider geographic distribution.

Locality: 1 Tropoje.

***Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) — Hardhuca e mureve**

It is the most common species in Albania, as compared to all other species of the family Lacertidae. It lives everywhere in Albania, from the seashore up to about 2000 m altitude. In

some places there are dense populations, but quite often single individuals have been found (Fig. 17).

The surroundings of this species are very diverse: rocks, stony places, walls of houses, torrents, along railways and roads, in wood and trees, in garden fences, fields etc. This species has a great variation of morphology. That is why some authors distinguish 4 subspecies (*albanica*, *muralis*, *maculiventris*, *fusca*); however, to identify the subspecies of this species sophisticated methods are needed.

In the Mediterranean lowland climatic zone (Golem) we observed some individuals with fully developed eggs at the end of May, while in the mountain zone (Sllatina 1400 m, near Mt Korabi) they were observed only at the end of July. The number of eggs is 1–9, whitish in colour and oval.

Localities: 1 Vermosh, 2 Tamare, 3 Hot, 4 Bajze, 5 Koplik, 6 Theth, 7 Boge, 8 Bregu Bunes, 9 Tarabosh, 10 Ada, 11 Bushat, 12 Velipoje, 13 Torovice, 14 Vau i Dejes, 15 Koman, 16 Shkelzen, 17 Dragobi, 18 B. Curri, 19 Gosturan, 20 Tropoje, 21 Shengjin, 22 Tale, 23 Lezhe, 24 Karthpule, 25 Kaçinar, 26 Puke, 27 Fierze, 28 Qafa Malit, 29 Krume, 30 Koritnik, 31 Zapot, 32 Topojan, 33 Kukes, 34 Shishtavec, 35 Bicaj, 36 Vilze, 37 Kam, 38 Fushe Arrez, 39 Kurbnesh, 40 Kthëlle e Eperme, 41 Rreshen, 42 Rubik, 43 Fushe Kuqe, 44 Milot, 45 Laç, 46 Mamurras, 47 Shkopet, 48 Ulze, 49 Bruç, 50 Lure, 51 Burrel, 52 Bulqize, 53 Kastriot, 54 Skavice, 55 Muher, 56 Cerem, 57 Sillove, 58 Peshkopi, 59 Maqellare, 60 Okshtun, 61 Ishem, 62 Manez, 63 Hamalle, 64 Vore, 65 Kruje, 66 Shperdheth, 67 Qafe Shtame, 68 Berrull, 69 Dajt, 70 Petrele, 71 Bize, 72 Martanesh, 73 Qafe Krrabe, 74 Rrushkull, 75 Shijak, 76 Golem, 77 Karpen, 78 Spidhe, 79 Kavaje, 80 Rrogozhine, 81 Vaqar, 82 Peqin, 83 Peze, 84 Paperr, 85 Elbasan, 86 Labinot, 87 Librazhd, 88 Prrenjas, 89 Pogradec, 90 Divjake, 91 Mbrostar, 92 Libovshe, 93 Kemishtaj, 94 Lushnje, 95 Krutje, 96 Belsh, 97 Cerrik, 98 Gramsh, 99 Gore, 100 Leshnice, 101 Maliq, 102 Prespa e Madhe, 103 Prespa e Vogel, 104 Korçe, 105 Bilisht, 106 Dardhe, 107 Polene, 108 Voskopojë, 109 Vithkuq, 110 Gjerbes, 111 Ostrovice, 112 Leshnje, 113 Tomor, 114 Sulove, 115 Shpat, 116 Seman, 117 Pojan, 118 Levan, 119 Fier, 120 Roskovec, 121 Poshnje, 122 Kurjan, 123 Patos, 124 Ballsh, 125 Qafa Këçokut, 126 Kakruke, 127 Mallakaster, 128 Memaliaj, 129 Trebeshe, 130 Çorovode, 131 Tepelene, 132 Kelcyre, 133 Permet, 134 Erseke, 135 Gramsh, 136 Leskovik, 137 Mifole, 138 Vlore, 139 Kote, 140 Sazan, 141 Uji i Ftoht (Vlore), 142 Karaburun, 143 Kuç, 144 Llogara, 145 Dhermi, 146 Himare, 147 Picar, 148 Virua, 149 Dhembel, 150 Çajup, 151 Libohove, 152 Borsh, 153 Gjirokaster, 154 Lukove, 155 Delvine, 156 Vrisera, 157 Mavropull, 158 Çuke, 159 Ksamil, 160 Konispol.

Podarcis taurica Pallas, 1814 — Hardhuca e barit

It is quite common in Albania, however it prefers plains, hilly zones and valleys, rarely living as high as 1000 m. It lives in surroundings full of plants, in meadows, gardens, orchards, near woods, riversides, streams, and in sandy seashore zones (Fig. 18). In the Sarande plains (Mavropull) we found very green individuals which probably belong to the subspecies *jonica*. In the littoral zone (Shengjin) we observed an individual fully developed by the end of May.

Localities: 1 Bajze, 2 Koplik, 3 Tarabosh, 4 Bregu i Bunes, 5 Bushat, 6 Velipoje, 7 Shengjin, 8 Vau i Dejes, 9 Karthpule, 10 Puke, 11 Tropoje, 12 Kukes, 13 Peshkopi, 14 Milot, 15 Fushe Kuqe, 16 Laç, 17 Mamurras, 18 Ishem, 19 Hamalle, 20 Manez, 21 Vore, 22 Yzberisht, 23 Rrushkull, 24 Shijak, 25 Golem, 26 Karpen, 27 Kavaje, 28 Vaqarr, 29 Rrogozhine, 30 Peqin, 31 Elbasan, 32 Divjake, 33 Mbrostar, 34 Libovshe, 35 Lushnje, 36 Labinot, 37 Pogradec, 38 Prespe, 39 Korçe, 40 Seman, 41 Pojan, 42 Levan, 43 Fier, 44 Mifole, 45 Narte, 46 Sazan, 47 Vlore, 48 Orikum, 49 Mallakaster, 50 Memaliaj, 51 Permet, 52 Erseke, 53 Borsh, 54 Delvine, 55 Mavropull, 56 Vrine.

Scincidae

Ablepharus kitaibelii Bibron & Bory, 1833 — Zhapiu me këmbë të vogla

It lives in the lowland zone of Albania (Fig. 18), and certainly also occurs in other regions. We found it in the pine-woods of Divjaka, in rocky and stony zones with little vegetation, but also in towns. During daytime it was hidden under the stones, and just at sunset, not yet too dark, it appeared from these places (observed in July and August).

Localities: 1 Kallmet, 2 Mali Shengjinit, 3 Karpen, 4 Divjake, 5 Vlore.

Anguidae

Anguis fragilis Linnaeus, 1758 — Kakzogeza

It is widespread throughout Albania, from the seashore to the mountain zones up to 1800 m (Lure, Koritnik. Korab). Two subspecies live in Albania: *A. fragilis fragilis* and *A. fragilis colchicus* (Fig. 20). It prefers humid sites: grassland, meadows, valleys, sites along brooks, rivers and lakes; it occurs in low frequency in dense woods. During the day it has been found under stones, in decaying trees and in soil. The young individuals have various colours and are quite different from the adult specimens.

Localities: 1 Vermosh, 2 Tamare, 3 Hot, 4 Theth, 5 Shkelzen, 6 Tropoje, 7 Fierze, 8 Koman, 9 Vau i Dejes, 10 Tarabosh, 11 Velipoje, 12 Shengjin, 13 Tale, 14 Zejmen, 15 Kallmet, 16 Karthpule, 17 Puke, 18 Fushe Arrez, 19 Koritnik, 20 Bele, 21 Kukes, 22 Shishtavec, 23 Qafe Malit, 24 Kthelle e Eperme, 25 Rreshen, 26 Rubik, 27 Fushe Kuqe, 28 Milot, 29 Laç, 30 Mamurras, 31 Kruje, 32 Qafe Shtame, 33 Ulze, 34 Bruç, 35 Lure, 36 Cerem, 37 Silove, 38 Muher, 39 Kastriot, 40 Shupenze, 41 Bulqize, 42 Burrel, 43 Klos, 44 Martanesh, 45 Okshun, 46 Ishem, 47 Hamalle, 48 Manez, 49 Vore, 50 Bexhill, 51 Kashar, 52 Petrele, 53 Rrushkull, 54 Golem, 55 Karpen, 56 Spidhe, 57 Kavaje, 58 Rrogozhine, 59 Peze, 60 Elbasan, 61 Dajt, 62 Labinot, 63 Librazhd, 64 Prrerjas, 65 Pogradec, 66 Divjake, 67 Mbrostar, 68 Libovshe, 69 Kemishtaj, 70 Krutje, 71 Lushnje, 72 Belsh, 73 Cerrik, 74 Gramsh, 75 Voloreke, 76 Maliq, 77 Prespe, 78 Korçe, 79 Polene, 80 Bilisht, 81 Qafa e Qarrit, 82 Seman, 83 Pojan, 84 Levan, 85 Fier, 86 Patos, 87 Roskovec, 88 Kurian, 89 Poshnje, 90 Berat, 91 Ballsh, 92 Mallakaster, 93 Qafa e Këçokut, 94 Kakrue, 95 Memaliaj, 96 Çorovode, 97 Gjerbes, 98 Tepelene, 99 Kelcyre, 100 Permet, 101 Erseke, 102 Leskovik, 103 Mifole, 104 Vlore, 105 Karaburun, 106 Kote, 107 Llogara, 108 Dhermi, 109 Himare, 110 Borsh, 111 Uji i Ftoht (Tepelene), 112 Picar, 113 Virua, 114 Libohove, 115 Vrisera, 116 Delvine, 117 Syu i Kalter, 118 Ksamil e Butrint, 119 Konispol.

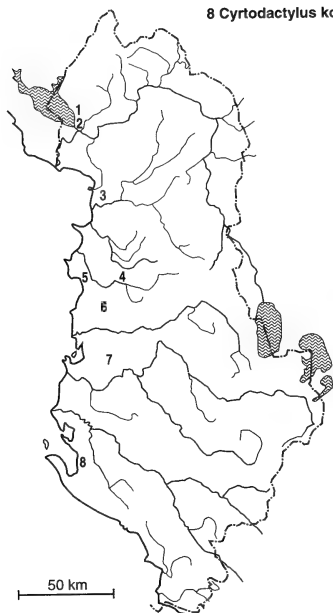
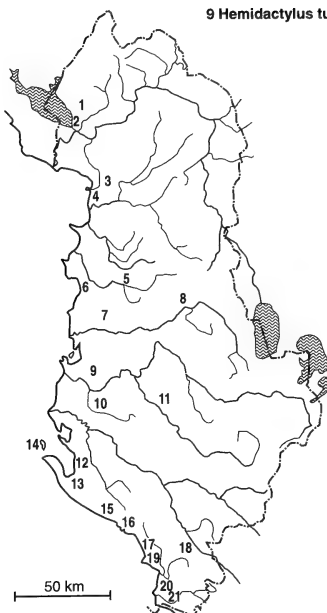
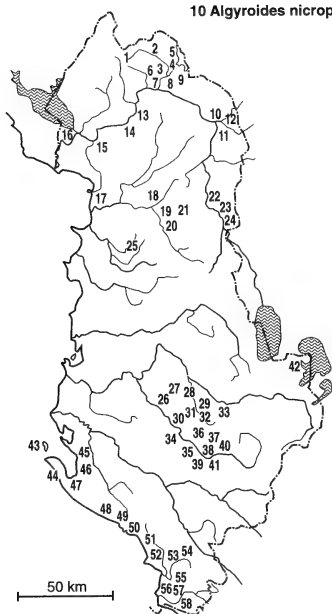
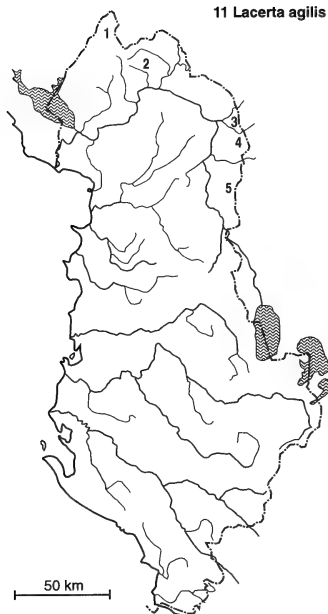
Ophisaurus apodus (Pallas, 1775) — Bullari

It occurs in fields and hilly regions of Albania from the seashore to an altitude of about 600 m (Kruje), from Hani i Hotit (north) to Konispol (south). It also enters the central area of Albania through the valleys of the rivers and through the hilly Mediterranean zone (Fig. 21).

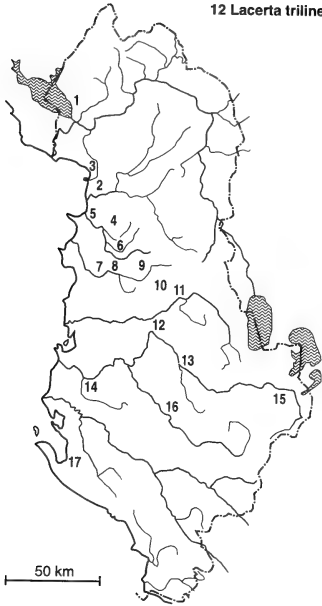
The adult specimens are uniformly brown, while the young ones are light grey with dark transverse spots. It prefers places with stones, rocks and brushwoods, open woods, orchards, marsh zones densely overgrown with brush-wood.

In many regions *O. apodus* is numerous. A typical example is Mt Shengjini, a rocky mountain covered with bushes (*Carpinus orientalis*, *Fraxinus ornus*, *Crataegus monogina*, *Cornus mas*, *Paliurus aculeatus*, *Punica granata*, *Quercus* sp., *Rubus ulmifolius*, *Salvia officinalis* etc.).

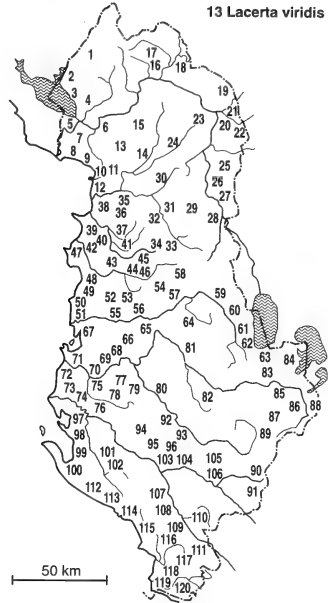
Localities: 1 Hot, 2 Bajze, 3 Koplik, 4 Tarabosh, 5 Bregu i Bunes, 6 Velipoje, 7 Bushat, 8 Vau i Dejes, 9 Karthpule, 10 Kallmet, 11 Shengjin, 12 Tale, 13 Zejmen, 14 Rubik, 15 Ulze, 16 Milot, 17 Patok, 18 Mamurras, 19 Ishem, 20 Hamalle, 21 Bilaj, 22 Vore, 23 Petrele, 24 Rrushkull, 25 Shijak, 26 Ndroq, 27 Golem, 28 Karpen, 29 Kavaje, 30 Peqin, 31 Elbasan, 32 Divjake, 33 Lushnje, 34 Belsh, 35 Mbrostar, 36 Libovshe, 37 Seman, 38 Pojan, 39 Levan, 40 Fier, 41 Poshnje, 42 Ballsh, 43 Mallakaster, 44 Tepelene, 45 Uji i Ftoht (Tepelene), 46 Virua, 47 Mifole, 48 Narte, 49 Sazan, 50 Vlore, 51 Kote, 52 Orikum, 53 Dhermi, 54 Himare, 55 Borsh, 56 Sarande, 57 Mavropull, 58 Finiq, 59 Ksamil, 60 Butrint, 61 Konispol.

8 *Cyrtodactylus kotschy*9 *Hemidactylus turcicus*10 *Algyroides nicipunctatus*11 *Lacerta agilis*

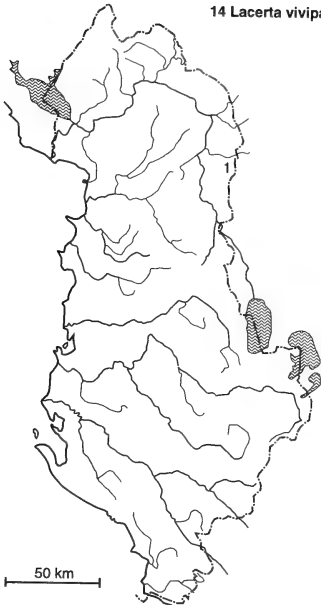
12 *Lacerta triineata*



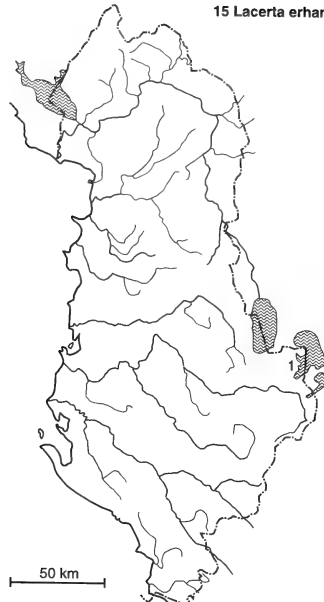
13 *Lacerta viridis*

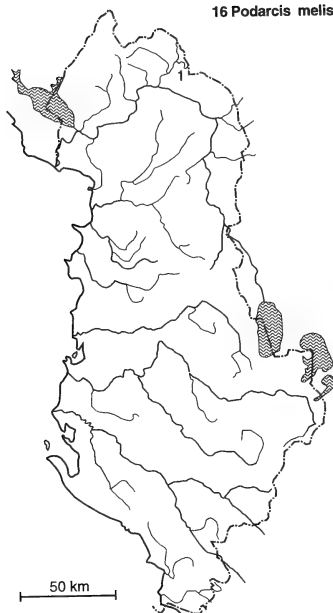
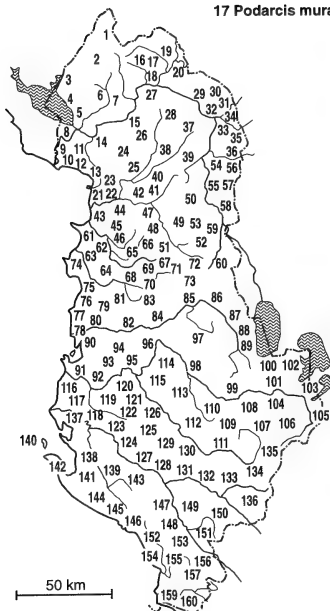
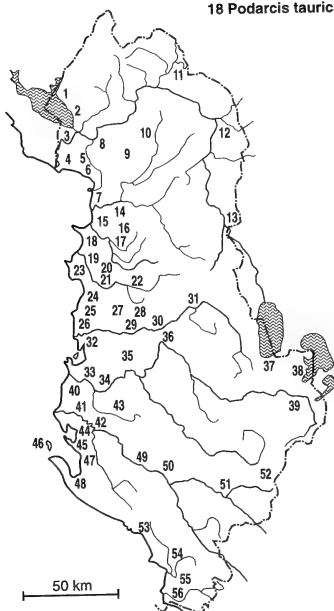
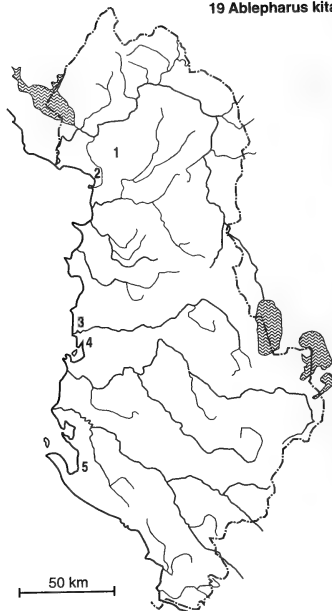


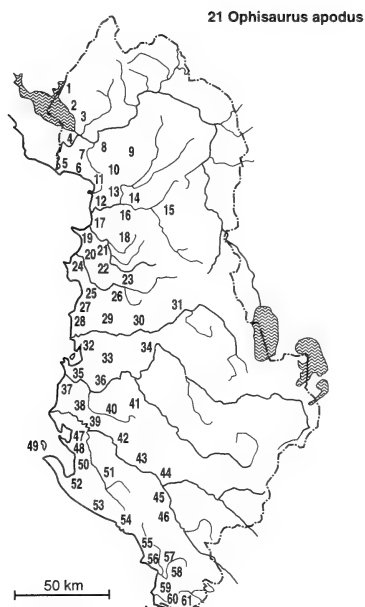
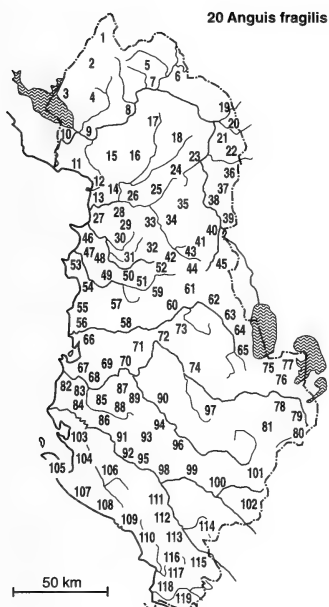
14 *Lacerta vivipara*



15 *Lacerta erhardii*



16 *Podarcis melisellensis*17 *Podarcis muralis*18 *Podarcis taurica*19 *Ablepharus kitaibelii*



Serpentes

Typhlopidae

Typhlos vermicularis Merrem, 1820 — Gjarpri i verber krymbor

It is widespread in the plains and hilly zones of Albania (Fig. 22). It may also occur in other zones. Its habits include stony areas as well as woods and brushwoods, where it shelters under the stones. It also lives in places without stones in friable hilly ground.

Localities: 1 Vore, 2 Uji i Ftoht (Vlore), 3 Çuke, 4 Ksamil, 5 Butrint.

Boidae

Eryx jaculus turcicus (Olivier, 1801) — Bolla

It is one of the rarest snakes in Albania and has a very limited distribution. So far it has been found only near Sarande (Fig. 23). It prefers places with stones, rocks and brushwood.

Locality: 1 Sarande.

Colubridae

Coluber caspius Gmelin, 1789 — Shigjeta e gjatë

It occurs all over Albania from the seashore to an altitude of about 1500 m (Fig. 24). It is more common in the lowlands, hilly zones and rarer in mountainous regions. It lives in various places with brushwood along the rivers and streams, in gardens and orchards; places with stones and rocks.

Localities: 1 Tamare, 2 Hot, 3 Bajze, 4 Theth, 5 Tarabosh, 6 Bregu i Bunes, 7 Velipoje, 8 Torovice, 9 Vau i Dejes, 10 Koman, 11 Fierze, 12 Dragobi, 13 Tropoje, 14 Shengjin, 15 Zejmen, 16 Kallmet, 17 Karthpule, 18 Puke, 19 Koritnik, 20 Kukes, 21 Gjalice, 22 Qafa Malit, 23 Kurbnesh, 24 Rreshen, 25 Fushe Kuqe, 26 Laç, 27 Mamurras, 28 Qafe Shtame, 29 Bruç, 30 Bulqize, 31 Klos, 32 Lure, 33 Zalldardhe, 34 Cerem, 35 Kastriot, 36 Shupenze, 37 F. Bulqiza, 38 Okshtun, 39 Martanesh, 40 Bize, 41 Petrele, 42 Dajt, 43 Vore, 44 Manez, 45 Ishem, 46 Hamalle, 47 Rrushkull, 48 Golem, 49 Karpen, 50 Spidhe, 51 Kavaje, 52 Rrogozhine, 53 Peze, 54 Elbasan, 55 Labinot, 56 Librazhd, 57 Prrenjas, 58 Qafe Thane, 59 Divjake, 60 Mbrostar, 61 Libovshe, 62 Kemishtaj, 63 Krutje, 64 Lushnje, 65 Belsh, 66 Cerrik, 67 Gramsh, 68 Guri i Kuq, 69 Volo-reke, 70 Maliq, 71 Prespe, 72 Korçe, 73 Polene, 74 Bilisht, 75 Seman, 76 Pojan, 77 Levan, 78 Fier, 79 Patos, 80 Roskovec, 81 Kurjan, 82 Poshnje, 83 Berat, 84 Ballsh, 85 Mallakaster, 86 Qafa Këçokut, 87 Memaliaj, 88 Kakruke, 89 Gjerbes, 90 Tepelene, 91 Kelcyre, 92 Permet, 93 Erseke, 94 Leskovik, 95 Mifole, 96 Vlore, 97 Karaburun, 98 Kote, 99 Llogara, 100 Dhermi, 101 Himare, 102 Borsh, 103 Uji i Ftoht (Tepelene), 104 Picar, 105 Virua, 106 Libohove, 107 Vrisera, 108 Delvine, 109 Syu i Kalter, 110 Ksamil, 111 Konispol.

***Coluber gemonensis gemonensis* (Laurenti, 1768) — Shigjeta e shkurtër**

It is found mainly in the lowlands and hilly zones and rarely in the mountainous zone up to an altitude of about 1100 m (Fig. 25). It prefers places with brushwood, open woods, stony areas and scrubland, furthermore woods along rivers, streams, lakes, also orchards, generally dry and wet places with rich vegetation.

Localities: 1 Bajze, 2 Koplik, 3 Ada, 4 Bushat, 5 Fushe Kuqe, 6 Karthpule, 7 Tropoje, 8 Kukes, 9 Lezhe, 10 Shengjin, 11 Zejmen, 12 Rreshen, 13 Kastriot, 14 Shupenze, 15 Patok, 16 Milot, 17 Ulze, 18 Laç, 19 Mamurras, 20 Ishem, 21 Hamalle, 22 Vore, 23 Rrushkull, 24 Golem, 25 Karpen, 26 Kavaje, 27 Rrogozhine, 28 Elbasan, 29 Petrele, 30 Divjake, 31 Libovshe, 32 Lushnje, 33 Seman, 34 Fier, 35 Mifole, 36 Mallakaster, 37 Orikum, 38 Mavropull, 39 Ksamil, 40 Butrint.

***Coluber najadum* (Eichwald, 1831) — Shigjeta e hollë**

It lives in the plains and mountainous zones up to 1200 m altitude (Fig. 26). It is widespread but not numerous. It prefers zones with a variety of vegetation, stony, rocky and brushwood places.

Localities: 1 Bajze, 2 Koplik, 3 Velipoje, 4 Bushat, 5 Tropoje, 6 Kukes, 7 Rreshen, 8 Laç, 9 Kruje, 10 Ishem, 11 Vore, 12 Dajt, 12a Qafe Krrabe, 13 Hamalle, 14 Rrushkull, 15 Spidhe, 16 Divjake, 17 Roskovec, 18 Ballsh, 19 Mali i Trebeshines, 20 Vlore (Kuzbaba).

***Coronella austriaca austriaca* Laurenti, 1768 — Gjarpri i zi**

Occurs mainly in the mountainous zones above 700 m (Fig. 27). It is rare within its range and has only local distribution. It prefers places with brushwood, stones and rocks, open woods. Its regular occurrence on Ada Island, as Bruno (1989) says, is highly unlikely. What Bruno described probably was a specimen that might have been brought down by chance from the mountainous areas to Ada Island by torrential waters of the Drini River; or it could have been a young individual of *Malpolon monspessulanus*, whose coloration is similar to that of *Cornella austriaca*.

Localities: 1 Vermosh, 2 Tamare, 3 Theth, 4 Shkelzen, 5 Dragobi, 6 Koritnik, 7 Shishtavec, 8 Gjalice, 9 Korab, 10 Grame, 11 Lure, 12 Bulqize, 13 Okshtun, 14 Qafe Shtame, 15 Martanesh, 16 Dajt, 17 Shengjergj, 18 Tomor, 19 Vithkuq, 20 Dardhe, 21 Trebeshine, 22 Llogara, 23 Çajup.

***Elaphe longissima* (Laurenti, 1768) — Bolla e shtëpisë**

It is very widespread from the seashore to the mountainous zones up to about 1400 m (Fig. 28). In the beech-woods of the mountainous zone, for example near the village Vermosh (Shkoder), we have found individuals with uniform coloration without white spots, while those in the plains and hilly zone have many white spots. It prefers various habitats and it can even be found in the houses beside the foundations, in old stone walls or under the roof. It lives on mice.

Localities: 1 Vermosh, 2 Tamare, 3 Hot, 4 Koplik, 5 Tarabosh, 6 Velipoje, 7 Mali Shengjinit, 8 Kune, 9 Kallmet, 10 Karthpule, 11 Koman, 12 Valbone, 13 Tropoje, 14 Kukes, 15 Peshkopi, 16 Bulqize, 17 Klos,

18 Rreshen, 19 Milot, 20 Mamurras, 21 Ishem, 22 Manez, 23 Kruje, 24 Vore, 25 Petrele, 26 Hamalle, 27 Golem, 28 Ndroq, 29 Spidhe, 30 Kavaje, 31 Rrogozhine, 32 Peze, 33 Elbasan, 34 Labinot, 35 Librazhd, 36 Prrerjas, 37 Qafe Thane, 38 Divjake, 39 Mbrostar, 40 Libovshe, 41 Kemishtaj, 42 Krutje, 43 Lushnje, 44 Belsh, 45 Cerrik, 46 Gramsh, 47 Guri i Kuq, 48 Vloreke, 49 Maliq, 50 Prespe, 51 Korçe, 52 Polene, 53 Bilisht, 54 Seman, 55 Pojan, 56 Levan, 57 Fier, 58 Patos, 59 Roskovec, 60 Kurian, 61 Poshnje, 62 Berat, 63 Ballsh, 64 Mallakaster, 65 Qafa e Këçikut, 66 Memaliaj, 67 Kakruke, 68 Gjerbes, 69 Tepelene, 70 Kelcyre, 71 Permet, 72 Erseke, 73 Leskovik, 74 Mifole, 75 Karaburun, 76 Vlore, 77 Kote, 78 Llogara, 79 Dhermi, 80 Himare, 81 Borsh, 82 Uji i Ftoht (Tepelene), 83 Picar, 84 Virua, 85 Libohove, 86 Vrisera, 87 Delvine, 88 Syu i Kalter, 89 Ksamil, 90 Konispol, 91 Stillo.

***Elaphe quatuorlineata quatuorlineata* (Lacépède, 1789) — Bolla me katër vija**

It occurs mainly in the fields and hilly zones and is rare in the mountainous zones (Dajti mountains at about 1200 m). The easternmost locality is the district Skrapari (Fig. 29). The distribution is local. This species prefers rocky and stony places with bushes, woodland, often it creeps up trees. A female caught in the field and kept in captivity for about one month laid 4 eggs at the end of July.

Localities: 1 Bajze, 2 Velipoje, 3 Kallmet, 4 Karthpule, 5 Mali i Shengjinit, 6 Kune, 7 Zejmen, 8 Rubik, 9 Milot, 10 Mamurras, 11 Fushe Kuqe, 12 Ishem, 13 Hamalle, 14 Kruje, 15 Manez, 16 Vore, 17 Dajti, 18 Ndroq, 19 Rrushkull, 20 Golem, 21 Spidhe, 22 Kavaje, 23 Rrogozhine, 24 Krrabe, 25 Labinot, 26 Divjake, 27 Lushnje, 28 Belsh, 29 Gramsh, 30 Seman, 31 Patos, 32 Berat, 33 Ballsh, 34 Mallakaster, 35 Qafa Këçikut, 36 Memaliaj, 37 Kakruke, 38 Gjerbes, 39 Çorovode, 40 Mifole, 41 Orikum, 42 Dhermi, 43 Himare, 44 Borsh, 45 Uji i Ftoht (Tepelene), 46 Virua, 47 Libohove, 48 Syu i Kalter, 49 Delvine, 50 Ksamil, 51 Butrint, 52 Konispol.

***Elaphe situla* (Linnaeus, 1758) — Bolla laramane**

Lives in the fields and hilly regions. On the whole it is rare and local. Its favourite places are the rocky and stony zones with bushes. Until now our easternmost finds are in the districts of Puke and Skrapari (Fig. 30). Of the two subspecies *E. s. leopardinus* and *E. s. quadrilineata*, *E. s. leopardinus* is more common.

Localities: 1 Bajze, 2 Tarabosh, 3 Velipoje, 4 Mali i Shengjinit, 5 Karthpule, 6 Puke, 7 Zejmen, 8 Milot, 9 Laç, 10 Mamurras, 11 Kruje, 12 Ishem, 13 Sharre, 14 Petrele, 15 Shënpjeter, 16 Spidhe, 17 Divjake, 18 Lushnje, 19 Berat, 20 Kakruke, 21 Ballsh, 22 Mallakaster, 23 Uji i Ftoht (Vlore), 24 Dhermi, 25 Himare, 26 Sarande, 27 Mavropull, 28 Ksamil.

***Malpolon monspessulanus insignitus* (Geoffroy, 1827) — Biroja**

It is widespread throughout the littoral zone from North to South, in the plain and in hilly areas, and is rather rare in the mountainous zones, especially near the Ionian coast. The highest-altitude finds were at about 1200 m, at the Llogaraja pass (Fig. 31). It penetrates valleys along the rivers, in the interior of the mountainous zones. The easternmost location so far is the village Gjerbes near Mt Tomorri. The adult specimens have the same coloration except for spots of different color on the sides. The young individuals have many additional spots on the dorsal and lateral surfaces. It lives in various places: sandy seashore, zones with scattered plants or brushwood and rarefield woods, in rocky and stony dry zones with brushwoods and woods, along rivers and streams, in orchards and gardens. The time of hibernation is short. Active specimens were found on sunny days at the beginning of December and in March in the Mediterranean lowland climatic zone.

Localities: 1 Bajze, 2 Koplik, 3 Tarabosh, 4 Velipoje, 5 Torovice, 6 Mali Shengjinit, 7 Vau i Dejes, 8 Karthpule, 9 Kallmet, 10 Lezhe, 11 Kune, 12 Rubik, 13 Rreshen, 14 Milot, 15 Fushe Kuqe, 16 Laç, 17 Mamurras, 18 Kruje, 19 Ishem, 20 Hamalle, 21 Manez, 22 Vore, 23 Priske, 24 Petrele, 25 Rrushkull, 26 Currila, 27 Ura Beshirit, 28 Peze, 29 Karpen, 30 Spidhe, 31 Kavaje, 32 Rrogozhine, 33 Peqin, 34 Labinot, 35 Divjake, 36 Mbrostar, 37 Libovshe, 38 Kemishtaj, 39 Krutje, 40 Lushnje, 41 Belsh, 42 Seman, 43 Pojan, 44 Levan, 45 Fier, 46 Patos, 47 Kurian, 48 Roskovec, 49 Poshnje, 50 Berat, 51 Ballsh, 52 Mallakaster, 53 Qafa e Këçikut, 54 Memaliaj, 55 Kakruke, 56 Gjerbes, 57 Çorovode, 58 Tepelene, 59 Mifole, 60 Vlore, 61 Sazan, 62 Karaburun, 63 Uji i Ftoht (Vlore), 64 Orikum, 65 Kote, 66 Llogara, 67 Dhermi, 68 Himare, 69 Borsh, 70 Uji i Ftoht (Tepelene), 71 Virua, 72 Libohove, 73 Sarande, 74 Mavropull, 75 Syu i Kalter, 76 Vrisera, 77 Ksamil, 78 Butrint, 79 Stillo, 80 Konispol.

***Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) — Bolluj**

Common all over Albania from the seashore up to 1700 m altitude (Lura Lake), probably even higher (Fig. 32). It lives in various watery surroundings such as swamps, lakes, reservoirs, rivers, streams, pools, as well as in gardens, near houses, in open woods. The most common subspecies in Albania is *N. n. persa*.

Localities: 1 Vermosh, 2 Tamare, 3 Hot, 4 Bajze, 5 Koplik, 6 Shiroke, 7 Bregu i Bunes, 8 Bushat, 9 Velipoje, 10 Torovice, 11 Shengjin, 12 Lezhe, 13 Kallmet, 14 Vau i Dejes, 15 Karthpule, 16 Koman, 17 Fierze, 18 Gryka Valbones, 19 Dragobi, 20 Tropoje, 21 Puke, 22 Fushe Arrez, 23 Krume, 24 Bele e Siperme, 25 Shtiqen, 26 Shistavec, 27 Kukes, 28 Çaje, 29 Vile, 30 Orosh, 31 Kthelle e Eperme, 32 Kurbnesh, 33 Rreshen, 34 Rubik, 35 Milot, 36 Fushe Kuqe, 37 Laç, 38 Mamurras, 39 Kruje, 40 Qafe Shtame, 41 Ulze, 42 Shkopet, 43 Bruç, 44 Lure, 45 Skavice, 46 Korab, 47 Zalldardhe, 48 Sllove, 49 Grame, 50 Muher, 51 Peshkopi, 52 Maqellare, 53 Shupenze, 54 Bulqize, 55 Okshtun, 56 Qarrisht, 57 Klos, 58 Burrel, 59 Ishem, 60 Manez, 61 Hamalle, 62 Vore, 63 Bexull, 64 Dajt, 65 Petrele, 66 Bize, 67 Martanesh, 68 Qafe Krrabe, 69 Rrushkull, 70 Shijak, 71 Golem, 72 Karpen, 73 Spidhe, 74 Kavaje, 75 Rrogozhine, 76 Vaqarr, 77 Peqin, 78 Peze, 79 Paperr, 80 Elbasan, 81 Labinot, 82 Librazhd, 83 Prrenjas, 84 Lin, 85 Guri Kuq, 86 Divjake, 87 Mbrostar, 88 Libosh, 89 Kemishtaj, 90 Lushnje, 91 Krutje, 92 Belsh, 93 Cerrik, 94 Gore, 95 Voloreke, 96 Leshnice, 97 Maliq, 98 Prespe e Madhe, 99 Plase, 100 Prespe e Vogel, 101 Bilisht, 102 Korçe, 103 Dardhe, 104 Polene, 105 Voskopoje, 106 Vithkuq, 107 Gjerbes, 108 Ostrovice, 109 Leshnje, 110 Tomor, 111 Sulove, 112 Shpat, 113 Seman, 114 Pojan, 115 Levan, 116 Fier, 117 Roskovec, 118 Kurian, 119 Poshnje, 120 Patos, 121 Ballsh, 122 Qafa Këçokut, 123 Kakruke, 124 Mallakaster, 125 Trebeshine, 126 Memaliaj, 127 Çorovode, 128 Tepelene, 129 Kelcyre, 130 Permet, 131 Erseke, 132 Gramoz, 133 Leskovik, 134 Mifole, 135 Narte, 136 Vlore, 137 Orikum, 138 Selenice, 139 Kote, 140 Kuç, 141 Llogara, 142 Dhermi, 143 Himare, 144 Uji i Ftoht (Tepelene), 145 Picar, 146 Virua, 147 Borsh, 148 Gjirokaster, 149 Libohove, 150 Vrisera, 151 Lukove, 152 Delvine, 153 Mavropull, 154 Syu i Kalter, 155 Ksamil, 156 Butrint, 157 Stillo, 158 Konispol.

***Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) — Gjarpri i vogël i ujit**

Distributed all over Albania, living in fresh water and sometimes also in brackish water of bays and lakes (Fig. 33). In some places (Lake Ohri, Lake Prespa) we have found it in great numbers, while in the rivers and streams it is rarer.

Often specimens have many dark spots. There are some with light spots only. In Lake Prespa all individuals are light grey and have no spots.

Localities: 1 Hot, 2 Bajze, 3 Koplik, 4 Ura Bunes, 5 Shiroke, 6 Bushat, 7 Ada, 8 Velipoje, 9 Torovice, 10 Lezhe, 11 Shengjin, 12 Tale, 13 Zejmen, 14 Kallmet, 15 Vau i Dejes, 16 Karthpule, 16a Tropoje, 17 Rubik, 18 Rreshen, 19 Kthelle e Eperme, 20 Kukes (Kenete), 21 Patok, 22 Fushe Kuqe, 23 Milot, 24 Laç, 25 Mamurras, 26 Shkopet, 27 Ulze, 28 Bruç, 29 Muher, 30 Shupenze, 31 Bulqize, 32 L. Okshtunit, 33 Ishem, 34 Manez, 35 Hamalle, 36 Vore, 37 Bexull, 38 Tapize, 39 Petrele, 40 Rrushkull, 41 Shijak, 42 Golem, 43 Karpen, 44 Spidhe, 45 Kavaje, 46 Rrogozhine, 47 Vaqarr, 48 Peqin, 49 Peze, 50 Paperr, 51 Elbasan, 52 Labinot, 53 Librazhd, 54 Prrenjas, 55 Lin, 56 Guri Kuq, 57 Pojske, 58 Pogradec, 59 Voloreke, 60 Kallamas, 61 Prespa e Madhe, 62 Leshnice, 63 Maliq, 64 Prespa e Vogel, 65 Bilisht, 66 Divjake, 67 Mbrostar, 68 Libovshe, 69 Kemishtaj, 70 Lushnje, 71 Krutje, 72 Belsh, 73 Cerrik, 74 Seman, 75 Pojan, 76 Levan, 77 Fier, 78 Roskovec, 79 Kurian, 80 Poshnje, 81 Kakruke, 82 Milove, 83 Gjerbes, 84 Korçe, 85 Leshnje, 86 Ostrovice, 87 Erseke, 88 Ballsh, 89 Mallakaster, 90 Memaliaj, 91 Tepelene, 92 Kelcyre, 93 Permet, 94 Leskovik, 95 Mifole, 96 Narte, 97 Orikum, 98 Kote, 99 Uji i Ftoht (Tepelene), 100 Gjirokaster, 101 Libohove, 102 Borsh, 103 Vrisera, 104 Syu i Kalter, 105 Çuke, 106 Butrint, 107 Lumi Pavlo.

***Telescopus fallax* (Fleischmann, 1831) — Gjarpri me lara**

Living in the plain and hilly zones. The most central region in which we have found it is in the district Skrapari. It occurs in places with brush-woods, in stony and rocky places with sparse vegetation, on old walls of fortresses, houses, in gardens, orchards (Fig. 34).

Localities: 1 Tarabosh, 2 Velipoje, 3 Kakariq, 4 Kallmet, 5 Mali Shengjinit, 6 Lezhe (Kala), 7 Zejmen, 8 H. i Gjuetise, 9 Rubik, 10 Rreshen (Kulme), 11 Milot, 12 Laç, 13 Mamurras, 14 Kruje, 15 Rrushkull, 16 Manez, 17 Ishem, 18 Preze, 19 Vore, 20 Bexull, 21 Petrele, 22 Durres, 23 Shijak, 24 Golem, 25 Peze, 26 Spidhe, 27 Kavaje, 28 Rrogozhine, 29 Peqin, 30 Elbasan, 31 Divjake, 32 Mbrostar, 33 Kemishtaj, 34 Lushnje, 35 Krutje, 36 Belsh, 37 Seman, 38 Levan, 39 Fier, 40 Roskovec, 41 Kurian, 42 Berat,

43 Kakruke, 44 Mifole, 45 Vlore, 46 Orikum, 47 Kote, 48 Tepelene, 49 Dhermi, 50 Himare, 51 Gjirokaster, 52 Lukove, 53 Çuke, 54 Mavropull, 55 Ksamil, 56 Butrint.

Viperidae

Vipera ammodytes (Linnaeus, 1758) — Nepërka

It is the most common and widespread snake among all other species, and occurs from the seashore to an altitude of about 1800 m (Mt Gramma near Korab) (Fig. 35). The most common subspecies in Albania is *V. a. meridionalis*. It lives in various places: places with brushwood, open woods, orchards, gardens, alongside woods, rivers, lakes and streams, stony and rocky places with dense or open brushwoods. In August and September it is generally up in the branches of trees and shrubs with ripe fruits, waiting there to prey on birds and mice.

Another typical feature of this species is that the time of hibernation is very short, shorter than in all other species of snakes. Active specimens were found on sunny days even at the beginning of December (in the lowland).

Localities: 1 Seferçe, 2 Skrapatushe, 3 Vermosh, 4 Lepushe, 5 Tamare, 6 Hot, 7 Bajze, 8 Koplik, 9 Theth, 10 Boge, 11 Kir, 12 Tarabosh, 13 Bregu i Bunes, 14 Bushat, 15 Velipoje, 16 Torovice, 17 Mali Shengjinit, 18 Valbone, 19 Dragobi, 20 Klisyre, 21 Markaj, 22 Gryka e Radeshes, 23 Curraj, 24 Gosturan, 25 Kulla Lumes, 26 Tropoje, 27 Kune, 28 Tale, 29 Kalaja Lezhes, 30 Kallmet, 31 Vau i Dejes, 32 Karthpule, 33 Koman, 34 Puke, 35 Fushe Arrez, 36 Qafa Malit, 37 Krume, 38 Koritnik, 39 Kalimash, 40 Gjalice, 41 Shishtavec, 42 Patok, 43 Fushe Kuqe, 44 Milot, 45 Laç, 46 Mamurras, 47 Kruje, 48 Rubik, 49 Orosh, 50 Kthelle e Eperme, 51 Lan Lure, 52 Kurbnesh, 53 Rreshen, 54 Shkopet, 55 Ulze, 56 Bruç, 57 Lure, 58 Skavice, 59 Korab, 60 Zalldardhe, 61 Grame, 62 Muher, 63 Peshkopi, 64 Maqellare, 65 Shupenze, 66 Okishtun, 67 Bulqize, 68 Martanesh, 69 Klos, 70 Ballgjaj, 71 Burrel, 72 Qafe Shtame, 73 Dajt, 74 Bize, 75 Petrele, 76 Bexull, 77 Vore, 78 Manez, 79 Ishem, 80 Hamalle, 81 Rrushkull, 82 Shijak, 83 Golem, 84 Karpen, 85 Spidhe, 86 Shtraze, 87 Kavaje, 88 Rrogozhine, 89 Vaqarr, 90 Peqin, 91 Peze, 92 Paperr, 93 Elbasan, 94 Labinot, 95 Librazhd, 96 Qarrisht, 97 Prrrenjas, 98 Qafe Thane, 99 Lin, 100 Pojske, 101 Divjake, 102 Mbrostar, 103 Libovshe, 104 Kemishtaj, 105 Lushnje, 106 Krutje, 107 Belsh, 108 Cerrik, 109 Gore, 110 Pogradec, 111 Voloreke, 112 Leshnice, 113 Maliq, 114 Prespa e Madhe, 115 Prespa e Vogel, 116 Bilisht, 117 Korçe, 118 Dardhe, 119 Polene, 120 Voskopoje, 121 Vithkuq, 122 Shtyllë, 123 Ostrovice, 124 Leshnje, 125 Tomor, 126 Sulove, 127 Gramsh, 128 Berat, 129 Shpat, 130 Seman, 131 Pojan, 132 Levani, 133 Fier, 134 Roskovec, 135 Kurian, 136 Poshnje, 137 Patos, 138 Ballsh, 139 Qafa e Këçikut, 140 Kakruke, 141 Mallakaster, 142 Trebeshine, 143 Memaliaj, 144 Çorovode, 145 Tepelene, 146 Kelcyre, 147 Permet, 148 Perparim, 149 Qafa Qarrit, 150 Gramoz, 151 Erseke, 152 Leskovik, 153 Mifole, 154 Narte, 155 Vlore, 156 Selenice, 157 Karaburun, 158 Orikum, 159 Kote, 160 Llogara, 161 Kuç, 162 Dhermi, 163 Himare, 164 Çike, 165 Uji i Ftoht (Tepelene), 166 Kudhas, 167 Picar, 168 Dhembel, 169 Borsh, 170 Virua, 171 Lunxheri, 172 Lukove, 173 Gjirokaster, 174 Libohove, 175 Delvine, 176 Vrisera, 177 Mavropull, 178 Çuke, 179 Butrint, 180 Stillo, 181 Konispol.

Vipera berus (Linnaeus, 1758) — Neperka e malit me vija tenderprera

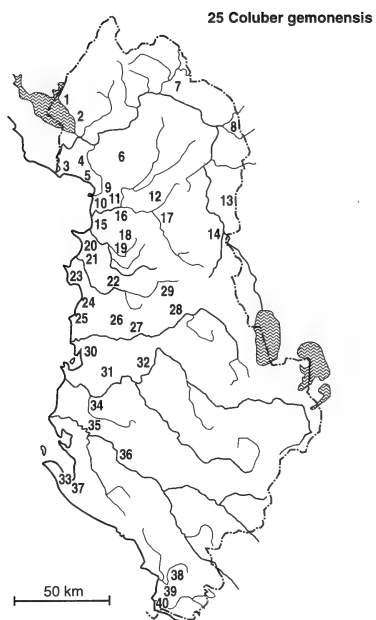
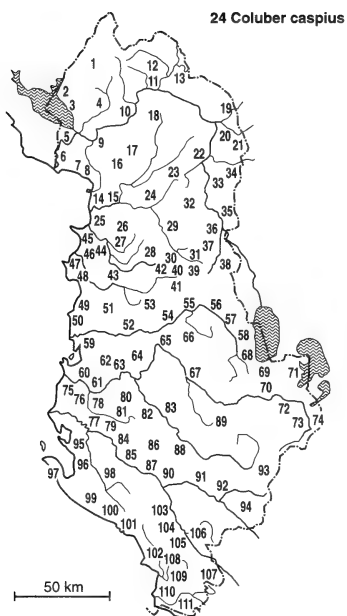
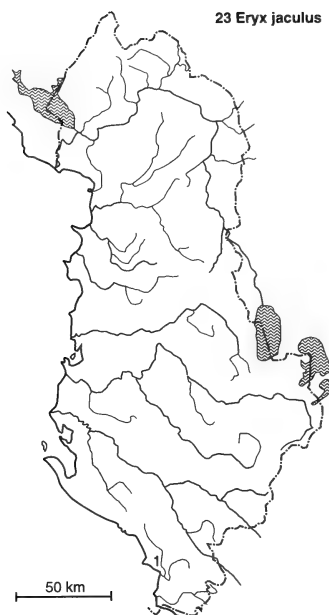
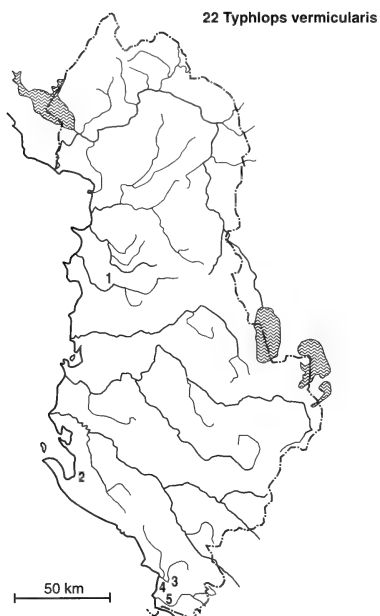
We encountered *V. berus* in Alpine and northeastern zones (Shishtavec-Morava mountains) (Fig. 36). It lives in mountainous zones above 1500 m altitude; sometimes it is isolated, especially in the Alpine meadows with small brushwoods of *Juniperus*. One individual caught at Mt Morava had scales entirely restricted to the upper part of the head (pileus). The specimens we have studied are no longer than 450 mm. It is likely that this species occurs in other mountains too, especially in the south. The subspecies *V. b. bosniensis* is typical of Albania.

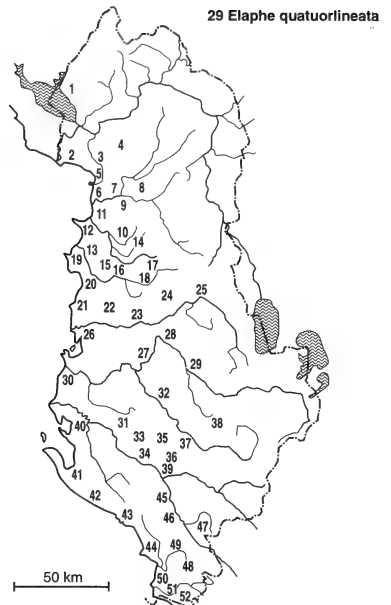
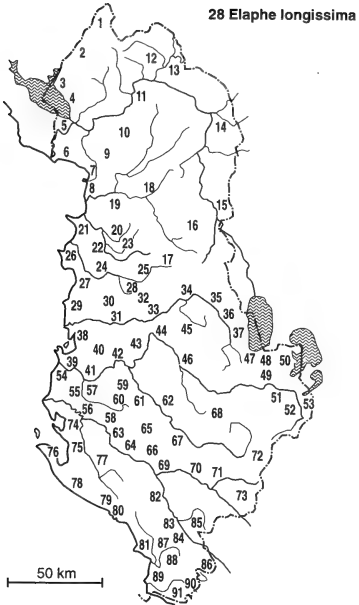
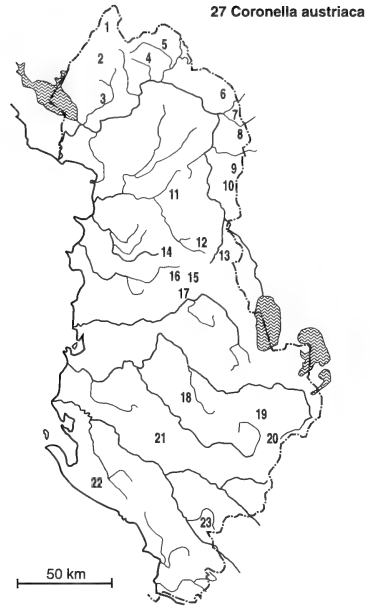
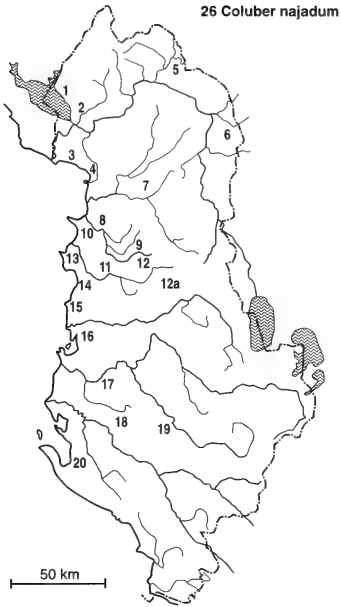
Localities: 1 Shkelzen, 2 Shishtavec.

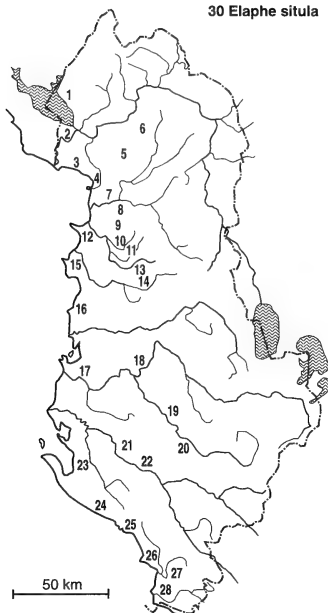
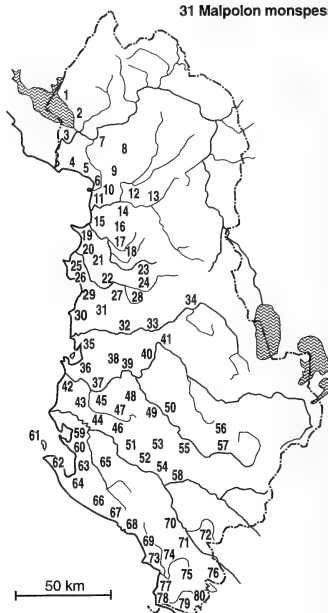
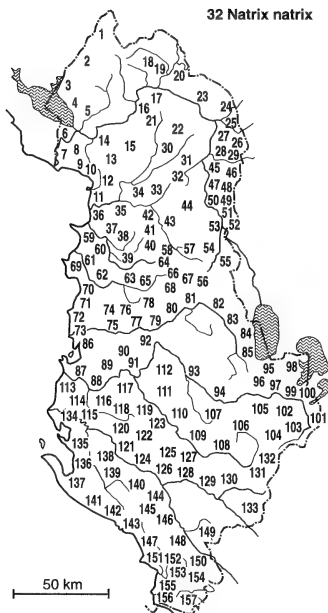
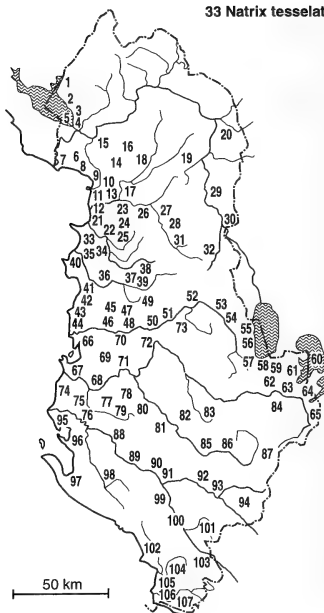
Vipera ursinii ursinii (Bonaparte, 1835)

We have found it in the Alps and on Mt Korabi so far, always above 1500 m (Fig. 37), and rarely isolated. It prefers the Alpine meadows, using the burrows of small mice as accommodation. It is possible that it also lives in the southernmost mountainous zones. In a meadow on Mt Korabi (Rrafshë, on July 27, 1977) we have observed 9 individuals of *V. ursinii* in an area of 400 m. In that place the meadow was inclined and exposed to the sun; there were numerous plants growing on it. We found 6 embryos in the oviduct of a female.

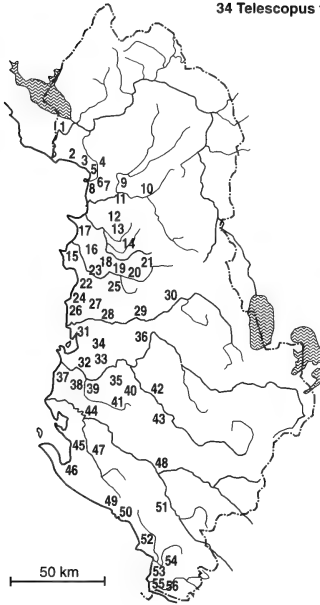
Localities: 1 Shkelzen, 2 Korab.



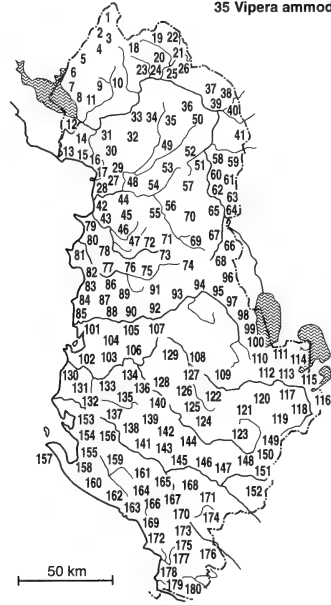


30 *Elaphe situla*31 *Malpolon monspessulanus*32 *Natrix natrix*33 *Natrix tessellata*

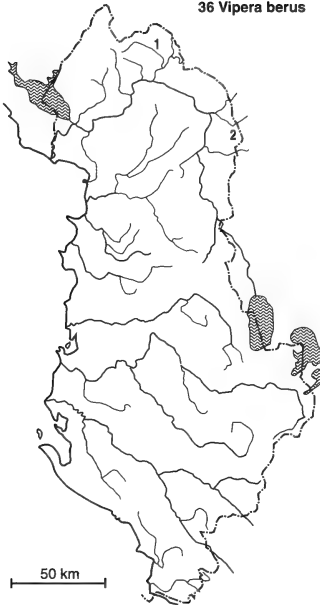
34 *Telescopus fallax*



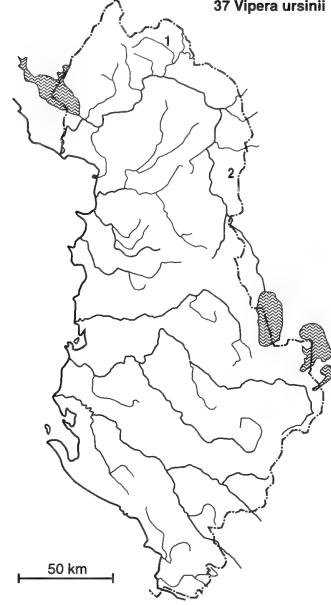
35 *Vipera ammodytes*



36 *Vipera berus*



37 *Vipera ursinii*



Discussion

The number of reptilian species found in Albania is large: 37 species, with distinct habitats and ranges of distribution. A small number of species (*L. vivipara*, *L. agilis*, *C. austriaca*, *V. berus* and *V. ursinii*) prefer only high mountains and are adapted to live in the Mediterranean mountainous climatic zone. Two of them (*L. vivipara* and *V. berus*) are very rare and limited to the high mountains. Eight other species of reptiles (*M. caspius*, *T. marginata*, *C. kotschyi*, *H. turcicus*, *A. kitaibelii*, *O. apodus*, *E. jaculus*, *T. vermicularis*) are characteristic only in the Mediterranean lowland climatic zone. Two of them (*T. marginata* and *E. jaculus*) are restricted to the district of Sarande and the other six species have a wider range of distribution, from Shkoder in the north to Sarande in the south. Bruno (1986, 1989) refers to *C. kotschyi* and states that Vlore is the northern boundary of distribution of this species, but it has a wider distribution and occurs from Vlore in the south to Shkoder in the north. Also, there are some species (*E. orbicularis*, *T. hermannii*, *L. trilineata*, *L. viridis*, *C. gemonensis*, *C. najadum*, *E. quatuorlineata*, *E. situla*, *M. monspessulanus*, *N. tessellata* and *T. fallax*) that have a wide range. Obviously they are adapted to live in all climatic zones, not only in the Mediterranean mountainous zone. Seven species (*A. nigropunctatus*, *P. muralis*, *A. fragilis*, *C. caspius*, *E. longissima*, *N. natrix* and *V. ammodytes*) live in all climatic zones of Albania, although some of them are rare in the Mediterranean mountainous climatic zone.

Bruno (1986, 1989) refers to *A. nigropunctatus* and mentions that perhaps this species lives in Alpine zones. I found it in several regions of the Alps. Many reptile species (*E. orbicularis*, *M. caspicus*, *O. apodus*, *L. viridis*, *C. gemonensis*, *E. situla*, *M. monspessulanus*, *V. ammodytes* etc.) have become rare in lowland and hilly zones as a result of deterioration of the natural environment and of intensive agriculture.

Acknowledgement

I wish to express my cordial gratitude to Prof. Dr. Hans Schneider, Zoologisches Institut, Universität Bonn, for thorough, valuable discussions, for his help in the conception and correction of the manuscript and for the preparation of the figures.

Zusammenfassung

Der Bericht über die Reptilien in Albanien enthält die Ergebnisse von ausgedehnten Felduntersuchungen, die vor allem zwischen 1976 und 1991, aber auch noch danach ausgeführt wurden und die sich auf die Gebiete von der Meeresküste bis auf die hohen Berge erstreckten. 37 Arten wurden nachgewiesen; der Nachweis von *Testudo graeca* ist allerdings noch nicht sicher. Die Fundorte sind benannt. Für die meisten Arten werden auch Angaben zur Biologie und Ökologie gemacht.

References

- Bruno, S. (1969): Morphologia, distribuzione e biologia di *Elaphe situla* (Linnaeus, 17958) (Reptilia, Serpentes, Colubridae). — Atti Accad. Gioenia Sci. nat., Catania 7: 3–44.
 Bruno, S. (1986): Guida a Tartarughe e Sauried Italia. — Giunti Martello, Firenze, 256 pp.
 Bruno, S. (1988): L'erpetofauna delle isole di Grex, Krk e Ada (Jugoslavia — Albania). — Bull. Ecol. Paris 19: 265–281.
 Bruno, S. (1989): Introduction to a study of the herpetofauna of Albania. — British herpetological Society Bulletin 29: 16–41.

- Buresh, I. & J. Zowok (1932): Die Verbreitung der Giftschlangen (Viperidae) in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. — Trav. Soc. bul. Sci. nat. Sodja 15/16: 189–206.
- Calabresi, E. (1932): Anfibi e Rettili d'Albania. — Atti Accad. Sci. ven-trent-istr., Padova 23: 83–86.
- Cei, G. (1943): Sopra una piccola raccolta erpetologica fatta dal Sig. L. Cardini nei dintorni di Butrinto (Albania). — Soc. tosc. Sci. nat. Proc. verb., Pisa 52: 35–39.
- De Fejervary G. J. (1923): Explorationes zoologicae ab E. Csiki in Albania peractae. Pars I. Batrachians and Reptiles. — Mag. Tudom. Balkan-Kutat. Tudom Eredm., Budapest 1: 7–65.
- Dimovski, A. (1959): Beitrag zur Herpetofauna Mazedoniens. I. Teil. — Fragm. Balc. Skopje 3: 1–4.
- Dimovski, A. (1964): Beitrag zur Herpetofauna Mazedoniens. II. Teil. — Fragm. Balc. Skopja 5: 19–22.
- Frommhold, E. (1959): Als Tiergärtner und Herpetologe in Albanien. — Aquar. Terrar. 6: 115–118, 144–147, 170–182, 214–217.
- Gayda, H. S. (1940): Su alcuni anfibi e rettili dell' Albania esistenti nel Muso Zoologico di Berlino. — Atti Soc. ital. Sci. nat., Milano 79: 263–272.
- Haxhiu, I. (1979): Përcaktues i reptileve të Shqipërisë. — Shtepia botuese Universitetit Tiranë. 1–144.
- Haxhiu, I. (1980): Të dhëna paraprake mbi familjen Colubridae në Shqipëri. — Bul. Shkenc. Nat. 2: 85–91.
- Haxhiu, I. (1980): Rezultate të studimit të reptileve të vendit tonë. Disertacion. — Biblioteka Konibëtare Tiranë. 1–202.
- Haxhiu, I. (1981): Emërtime popullore të zvarranikëve. — Studime Filologjike 4: 209–217.
- Haxhiu, I. (1982): Mbi gjarpërinjtë gjysmëhelmues dhe helmues të vendit tonë. — Bul. Shkenc. Mjekesore 1: 57–65.
- Haxhiu, I. (1985): Rezultate të studimit të breshkave të vendit tonë (Rendi Testudines). — Bul. Shkenc. Nat. 2: 99–104.
- Haxhiu, I. (1989): Të dhëna për llojshmërinë e ushqimit të nepërkës (*V. ammodytes* L.) në kushtet e vendit tonë. — Bul. Shkenc. Nat. 4: 54–60.
- Haxhiu, I. (1991): Données bioécologiques sur *Algyroides nigropunctatus* (Duméril & Bibron, 1839) (Sauria, Lacertidae) en Albanie. — Bull. Soc. Herp. France 60: 9–15.
- Haxhiu, I. (1994): The herpetofauna of Albania: Amphibia: Species composition, distribution, habitats. — Zool. Jb. Syst. 121: 321–334.
- Haxhiu, I. (1995): Results of studies on the Chelonians of Albania. — Chelonian Conservation and Biology 1995: 324–327.
- Haxhiu, I. & M. Koni: Të dhëna morfologjike dhe bioekologjike të krahasuara ndërmjet llojeve *G. kotschy* Steindachner, 1870 e *H. turcicus* (L., 1758) (Reptilia: Sauria) Gekkonidae në kushtet e vendit tonë. — (in press).
- Kopstein, F. & O. Wettstein (1921): Reptilien und Amphibien aus Albanien. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 70: 387–457.
- Radovanovic, M. (1951): Vodozemci i Gmizavi Nase Zemlje (Amphibien und Reptilien Jugoslawiens). — Naucna Knjiga, Beograd, 250 pp.
- Zeko, I. & V. Puzanov (1960): Një breshkë oqeanike në bregdetin tonë. — Bul. Shkenc. Nat., Tiranë 4: 145–146.

Prof. Dr. Idriz Haxhiu, Tirana University, Faculty of Natural Sciences, Chair of Zoology, Tirana, Albania.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 59—66	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	----------	----------------

Die kronenbewohnenden Malachiidae (Coleoptera) dreier Baumarten in Rwanda und Kivu*

Alfons M. J. Evers †

Abstract. 12 species of malachiid beetles are recorded from the canopy of three species of trees (*Carapa grandiflora*, *Teclea nobilis*, *Lannea fulva*) in Rwanda and the Kivu Region. One genus and 8 species are described as new.

Key words. Coleoptera, Malachiidae, taxonomy, canopy, Africa.

Einleitung

Von Oktober bis November 1993 erfaßte Thomas Wagner (Bonn) in den Wäldern Rwandas und Ost-Kongos in der Region um den Kivu-See Arthropoden mit der Insektizid-Nebelmethode. Es wurden die Baumarten *Carapa grandiflora*, *Teclea nobilis* und *Lannea fulva* untersucht. Hierzu wurden aus Praktikabilitätsgründen Bäume mit einer Höhe von 6–9 m ausgewählt. Über die Entomofauna der höheren Strata der Kronenschicht liegen somit noch keine Informationen vor. In dieser Arbeit werden die *Malachiidae* (ca. 500 Ex.) der insgesamt 22 untersuchten Bäume bearbeitet.

Insgesamt befanden sich in dem Material vier bereits aus der Kivu-Region bekannte Arten (Evers 1987, 1990, 1997; Pic 1903) sowie eine neue Gattung und acht neue Arten. Vier nicht bestimmbar Unikate (♀) blieben in Abwartung des Auffindens eines ♂ unbearbeitet. Die bereits für andere Familien gemachte Erfahrung, daß die Nebelmethode zum Auffinden vieler neuer Arten aus der Kronenschicht führt, wurde auch für die *Malachiidae* bestätigt.

Viele Einzelheiten zum Verfahren und zur statistischen Auswertung des Materials hat Wagner (1996) veröffentlicht.

Ergebnisse

Wiederfunde bereits bekannter Arten

Apalochrus werner Evers. Rwanda, Rusumo, Ibanda-Makera, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. T. n. 7; auf *Teclea nobilis*.

Attalus straeleni Pic. Congo, Kivu-Süd, 900 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 14; auf *Carapa grandifolia*. — Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 1700 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 7; auf *Carapa grandiflora*.

Attalus wittei Pic. Rwanda, 1700 m, Cyamudongo, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 4; auf *Carapa grandiflora*.

Attalus burgeoni Pic. Rwanda, 1700 m, Cyamudongo, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 17; auf *Carapa grandiflora*.

* 96. Beitrag zur Kenntnis der Malachiidae.

Neubeschreibungen

Afrocarphurus n. gen.

Helcogaster Champion ex parte (nec *Helcogaster* Lea).

Afrocarphurus unterscheidet sich von den anderen Carphuridae durch die Absenz von Setenbürsten am 1. Tarsalglied der ♂. Das 1. Tarsalglied der ♂ ist stilettförmig, gebogen, schlank und sehr lang. Es erreicht die Spitze des 3. Tarsalgliedes.

Die Gattung enthält 2 Arten: *Helcogaster vitreatus* Champ. und *Afrocarphurus stilifer* n. sp. Bereits Champion (1922) hatte Schwierigkeiten mit der Einordnung von *vitreatus* Champ., die er in *Helcogaster* gestellt hat, obwohl er mitteilt, daß die Stirn einfach und wie bei dem ♀ gestaltet ist. Bei *Helcogaster* Boh. besitzt das ♂ aber Excitatoren. Champion hat ebenfalls mitgeteilt, daß der Kamm aus Setenbürsten bei *vitreatus* fehlt. Beide Arten unterscheiden sich wie folgt:

- Das 1. Vordertarsenglied beim ♂ ohne Setenbürsten. Fühler beim ♂ stark gefächert *vitreatus* Champ.
- Das 1. Vordertarsenglied beim ♂ ohne Setenbürsten. Fühler beim ♂ schnurförmig *stilifer* n. sp.

Afrocarphurus stilifer n. sp.

Beschreibung: ♂. Glänzend, pechbraun bis schwarz, die ersten beiden Fühlerglieder orange, die Unterseite der Vorderschenkel orange. Die pubeszente Behaarung silbrig-grau, ohne abstehende Seten, Punktur nahezu erloschen.

Kopf quer, mit den Augen breiter als der Halsschild. Halsschild schlank, viel länger als breit, die Seiten gerade, die Vorderecken kurz abgerundet, die Hinterecken breit abgerundet, vor der Basis mit zwei glatten Erhebungen.

Fühler schnurförmig, die Glieder 2–4 etwas kürzer, die Glieder 5–11 in etwa gleich lang wie das Basalglied und mehr als 2x so lang wie breit.

Die Basis der Flügeldecken deutlich breiter als der Halsschild, die Seitenränder fast parallel, kurz hinter dem Schildchen bis zur Spitze breit auseinanderklaffend und die letzten 4–5 Abdominalsegmente unbedeckt lassend.

Beine schlank, Tarsen kurz, das 1. Glied der Vordertarsen schlank und sehr lang, gebogen und die Spitze des 3. Vordertarsengliedes erreichend (Abb. 1). Ohne Setenbürste auf der Unterseite. Die Hintertibien gebogen.

♀. Fühler etwas kürzer, schnurförmig. Die Glieder der Vordertarsen klein, kurz und untereinander ähnlich. Die Hintertibien nur schwach gebogen.

Länge A: 1.9–3.0 (♂) (Länge bis Ende der Flügeldecken).

Länge B: 2.0–3.0 (♀) (Länge bis Spitze des Abdomens).

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 3; auf *Carapa grandiflora*. 2 ♀ (Paratypen) vom gleichen Fundort. Holotypus und Paratypus im Museum Koenig, Bonn; Paratypus in Coll. Evers.

Attalus carapae n. sp.

Beschreibung: ♂. Stark glänzend. Mit feiner gelber Pubeszenz, dazwischen mit kurzen schwarzen abstehenden Seten. Kopf und Halsschild ohne Punktur. Flügeldecken mit dichter tiefer Punktur.

Kopf schwarz. Halsschild rot, mit breiter schwarzer Medianbinde vom Vorderrand bis zum Hinterrand. Flügeldecken schwarz, mit einem gemeinsamen runden und gelben Flecken in der Mitte, die vorne und hinten der Naht entlang etwas ausgezogen ist. Die Flügeldeckenspitzen

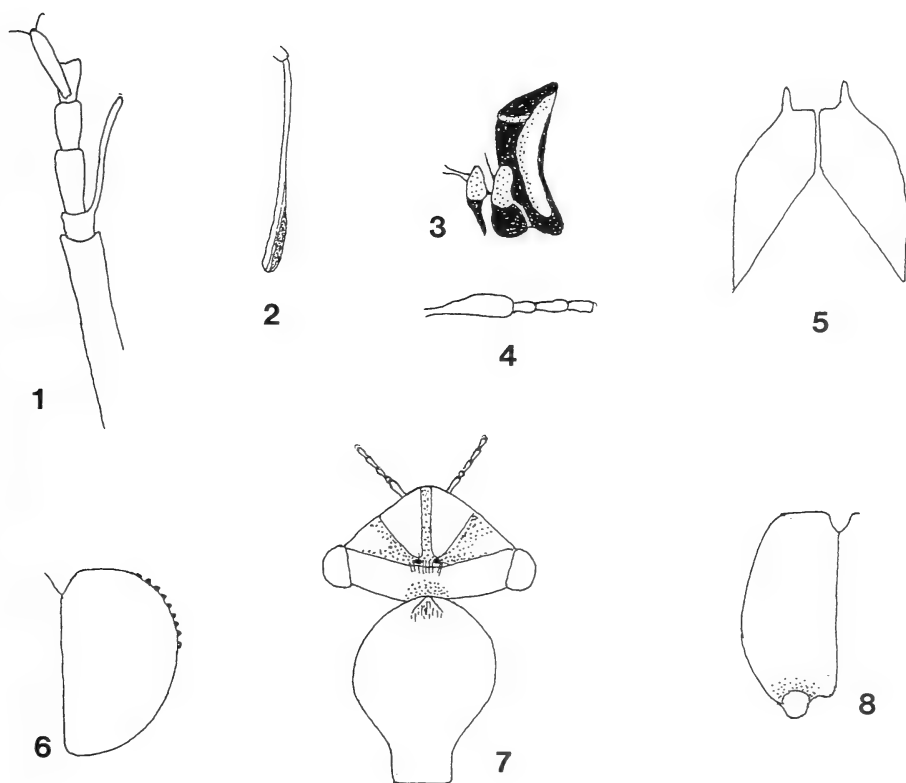


Abb. 1—8: 1. *Afrocarphurus stilifer* n. sp., Vordertarse des ♂. 2. *Attalus karengerae* n. sp., Hintertibia des ♂. 3—5. *Sphinginopalpus adrastus* n. sp., Maxillarpalpe des ♂ (3), Fühlerbasis des ♂ (4), in der Mitte geteiltes Analsternit des ♂ (5). 6. *Colotes lateridentatus* n. sp., Seitenrand der Flügeldecken. 7. *Morphotroglops tecleae* n. sp., Kopf und Halsschild des ♂. 8. *Afroebaeus wagneri* n. sp., linke Flügeldecke des ♂.

an der Naht schmal gelb gefleckt. Beine gelb, die Mittel- und Hintertarsen schwarz. Die Vordertarsen gelb, die Tarsalklammer des 2. Gliedes mit einem Kamm schwarzer Seten an der Spitze. Maxillarpalpen gelb, Fühler gelb, zur Spitze hin bräunlich werdend.

Kopf breit, mit kurzen Schläfen. Halsschild deutlich breiter als der Kopf mit den Augen, scheibenförmig und breiter als lang, die Hinterecken bis zur Seitenmitte breit gerandet. Flügeldecken an der Basis so breit wie die größte Breite des Halsschildes, nach hinten leicht erweitert. Fühlerglieder 5—10 dreieckig nach innen erweitert, die Glieder 9—10 etwas länger und weniger stark dreieckig, die Glieder 3—8 in etwa so lang wie breit. Beine schlank. Die Tarsalklammer am 2. Glied der Vordertarsen lang und kräftig, das 3. Glied völlig überragend.

♀. Die schwarze Färbung der Flügeldecken stark reduziert. Nur die Basis mit den Schultern schwarz, sowie mit einem großen schwarzen Flecken hinter der Mitte, die weder den Seitenrand noch die Naht berührt. Fühler kurz, die Glieder alle so lang wie breit.

Länge: 2.5—2.7 mm.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 1; auf *Carapa grandiflora*. 4 ♀ (Paratypen), Rwanda, Nyungwe, Kamiranzovu, 2000 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 2; auf *Carapa grandiflora*. 1 ♀ (Paratypus), Rwanda, Cyamudongo, 1700 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 17; auf *Carapa grandiflora*. 1 ♀ (Paratypus), Rwanda, Nyungwe, Kamiranzovu, 2000 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 2; auf *Carapa grandiflora*. 2 ♂ (Paratypen), Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 1700 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 12 und C. g. 17; auf *Carapa grandiflora*. Holotypus und 4 Paratypen im Museum Koenig, Bonn; 4 Paratypen in meiner Sammlung.

Attalus karengerae n. sp.

Beschreibung: ♂. Stark glänzend. Mit feiner gelber Pubeszenz, ohne Seten. Kopf und Halsschild ohne Punktur. Flügeldecken mit dichter tiefer Punktur.

Kopf schwarz. Halsschild rot, mit schmaler Medianbinde vom Vorderrand bis zum Hinterrand. Die Binde ist am Vorderrand breit und zum Hinterrand deutlich zugespitzt. Flügeldecken schwarz, die Naht vor der Mitte bis zur Spitze gelb. Die gelbe Naht ist vorne breiter, dann schmaler und an der Spitze wieder breiter. Beine gelb, die Endglieder der Mittel- und Hintertarsen braun. Die Vordertarsen gelb, nur der Setenkamm der Tarsalklammer des 2. Gliedes schwarz. Maxillarpalpen bräunlich gelb. Fühler schwarz, die Unterseite des 1.—4. Gliedes sowie die apikale Hälfte des Endgliedes gelb.

Kopf breit, Schläfen kurz. Halsschild breiter als der Kopf mit den Augen, breiter als lang, scheibenförmig, die Hinterecken breit gerandet. Basis der Flügeldecken eine Spur breiter als die größte Breite des Halsschildes. Flügeldecken länglich, nach hinten nur wenig erweitert. Das 4.—10. Fühlerglied deutlich dreieckig nach innen erweitert, die Glieder nur wenig länger als an der Spitze breit. Beine schlank. Die Hintertibien gleichmäßig nach hinten erweitert und oberseits im letzten Drittel kanalartig vertieft (Abb. 2). Abdomen mit dem Pygidium gelb.

♀. Fühler kurz, die Basis der Flügeldecken erreichend, die Glieder kurz, so lang wie breit.

Länge: 3.0—3.2 mm.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Cyamudongo, 1700 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 17; auf *Carapa grandiflora*. 1 ♀ (Allotypus) vom gleichen Fundort, Baum-Nr. C. g. 1; auf *Carapa grandiflora*. Holotypus im Museum Koenig, Bonn; Allotypus in meiner Sammlung.

Die Arten *Attalus burgeoni* Pic, *carapae* n. sp., *karengerae* n. sp., *ruandanus* Evers (*trimaculatus* Pic), *wittei* Pic, *taylori* Pic, *wagneri* n. sp. und *straeleni* Pic sind alle eng verwandt. Sie stammen zweifellos von einem Ancestor ab und dürften durch differente Einnischung entstanden sein. Bei der Bestimmung sollten stets alle Arten verglichen werden.

Attalus wagneri n. sp.

Beschreibung: ♀. Glänzend. Mit feiner gelber Pubeszenz, die auf den Flügeldecken besonders dicht und lang ist. Ohne Seten. Kopf und Halsschild nahezu ohne Punktur und glatt. Flügeldecken dicht und tief punktiert.

Kopf schwarz. Halsschild rot, mit einer schwarzen Medianbinde, die vorne breit und zur Basis hin deutlich schmaler wird. Flügeldecken schwarz, nur mit gelben Apikalflecken. Beine schwarz, nur die Vorderschenkel und Mittelschenkel mehr oder weniger gelb auf der Unterseite. Maxillarpalpen schwarz. Fühlerglieder 1—4 unten gelb, 1 oberseits schwarz, 2—4 oben gelb, 5—11 schwarz.

Kopf breit mit kurzen Schläfen. Halsschild ebenso breit wie der Kopf mit den Augen. Halsschild breiter als lang, scheibenförmig, die Hinterecken bis zur Seitenmitte breit gerandet. Flügeldecken an der Basis geringfügig breiter als der Halsschild, nach hinten mäßig erweitert. Fühler kurz, die Basis der Flügeldecken erreichend, die Glieder klein, uniform gestaltet, die Glieder in etwa so lang wie breit. Beine schlank.

♂. Unbekannt.

Länge: 3 mm.

Material: 1 ♀ (Holotypus) und 2 ♀ ♀ (Paratypen), Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 1; auf *Carapa grandiflora*. 1 ♀ (Paratypus), Rwanda, Nyungwe, Kamiranzovu, 2000 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 2; auf *Carapa grandiflora*. Holotypus und Paratypus im Museum Koenig, Bonn; 2 Paratypen in Coll. Evers.

Bestimmungstabelle der *Attalus*-Artengruppe mit stark punktierten Flügeldecken aus der Region um den Kivu-See:

1	Beine überwiegend schwarz	2
—	Beine überwiegend gelb	4
2	Flügeldecken mit 2 gelben Sutural- und einem gelben Diskalflecken	
 (<i>trimaculatus</i> Pic) <i>ruandanus</i> Evers	
—	Flügeldecken mit weniger gelben Flecken	3
3	Flügeldecken nur mit Apikalflecken	<i>wagneri</i> n. sp.
—	Flügeldecken entlang der Naht im hinteren $\frac{3}{4}$ gelb	<i>burgeoni</i> Pic
4	Halsschild dunkel, nur die Hinterecken gelb	<i>straeleni</i> Pic
—	Halsschild rot, mit schwarzer Medianbinde, welche gelegentlich fehlen kann (z. B. bei <i>taylori</i> Pic)	5
5	Flügeldecken einfarbig blau	6
—	Flügeldecken mit gelben Flecken	7
6	Schienen dunkel	<i>taylori</i> Pic
—	Schienen rot	<i>wittei</i> Pic
7	Fühler rot, Spitzen nur leicht angedunkelt	<i>carapae</i> n. sp.
—	Fühler schwarz	<i>karengerae</i> n. sp.

Sphinginopalpus adrastus n. sp.

Beschreibung: ♂. Kopf oben und unten schwarz, bei einigen Phänotypen ab der Augenmitte bis zum Vorderrand rotgelb. Palpen und Fühler siehe Abb.. Fühlergeißel ab Glied 8 schwarz. Labrum und Epistomum braungelb. Halsschild schwarz, die Basis orange. Flügeldecken völlig schwarz. Beine schwarz, nur die Unterseite der Vorderschenkel, die Knie und die Tarsen gelblich. Die Coxen dunkel, die Trochanteren gelb. Abdomen, Meso- und Metathorax schwarz.

Kopf mit den Augen etwas breiter als der Halsschild. Flügeldecken an der Basis deutlich breiter als der Halsschild. Schultern abgerundet, etwas vorstehend. Fühler und Palpen siehe Abb.. Hintertibien stark verdickt, leicht spatelförmig und stark nach unten gebogen. Analsternit siehe Abb. 5.

Stark glänzend. Seten auf den Flügeldecken stark reduziert, an den Flügeldeckenspitzen noch sichtbar, dazwischen glänzlich ohne abstehende Seten.

♂ makropter.

♀ apter (50 %) und makropter (50 %).

Länge: 3.2 (♂)—3.3 (♀) mm.

Variabilität: Bis auf die oben beschriebenen Phänotypen beim ♂ mit gelbem Vorderkopf keine weitere Variabilität feststellbar.

Verbreitung: Rwanda.

Ökologie: *Sphinginopalpus adrastus* n. sp. wurde in Rwanda bei der Einnebelung einzelner Bäume von *Teclea nobilis*, *Carapa grandiflora* und *Lannea fulva* massenhaft erbeutet. Besonders häufig ist die Art auf *Teclea nobilis*. Die Methode, einzelne Bäume zu vernebeln, gibt leider keine Antwort auf die trophische Bindung von *Sphinginopalpus adrastus* mit den einzelnen untersuchten Baumarten oder auf eine mimetische Bindung mit Ameisen. Diese Fragen können nur durch direkte Beobachtung geklärt werden.

Sphinginopalpus adrastus ist leicht bestimmbar. In der dichotomischen Tabelle meiner Arbeit über die zentralafrikanischen *Sphinginopalpus*-Arten landet man zunächst bei *urania* Evers.

Auch in der Designationstabelle landet man durch die gänzlich schwarzen Flügeldecken bei *urania* Evers. Durch die Form des Analsternits erinnert *adrastus* n. sp. an *burgeoni* Pic aus Haut-Uele und dem Parc National Albert. Durch die Färbung der Fühlerbasis gehört *adrastus* n. sp. in die Artengruppe 1–9 und durch die Form des Basalgliedes zu den Arten 3–4: *congoanus* Pic und *phoebus* Evers, die beide aus dem Gebiet um den Kivu-See bekannt sind. Nur die dunkle Färbung des Endgliedes der Maxillarpalpen deutet sofort auf eine neue Art.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Rusumo, Ibanda, Makera, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. T. n. 8; auf *Teclea nobilis*. Holotypus im Museum Koenig. Etwa 50 Ex. wurden präpariert und als Paratypen bezeichnet. Etwa 450 Ex. blieben unpräpariert.

Colotes lateridentatus n. sp.

Beschreibung: ♂. Flügeldecken einfarbig schwarz mit bläulichem Glanz. Kopf, Halsschild, Fühlrglieder 1–6 und Palpen gelb, nur das Endglied der Maxillarpalpen dunkel. Beine gelb, nur die Schenkel der Mittel- und Hinterbeine dunkel.

Behaarung kurz pubeszent, ohne Seten, glänzend.

Habitus kugelig, wie z. B. bei *C. cariei* Pic. Kopf breit, Halsschild etwas breiter, Flügeldecken an der Basis breiter als der Halsschild. Flügeldecken stark, dicht und grob punktiert. Etwa $\frac{1}{3}$ des Seitenrandes der Flügeldecken von der Schulter bis zur Mitte hin mit 9–10 Zähnnchen (Abb. 6).

♀. Wie das ♂ gefärbt.

Länge: 1.6 mm (♂ und ♀).

Colotes lateridentatus n. sp. ist durch die Merkmalskombination (Länge 1.6 mm, tiefe Punktierung der Flügeldecken, Zähnnchen am Seitenrand der Flügeldecken) sofort zu erkennen. Besonders die Zähnnchen am Seitenrand der Flügeldecken sind ein Merkmal, das bisher nur bei *Col. lateridentatus* beobachtet wurde. Die Verbreitung (Rwanda, Kongo, Äthiopien, Zentralafrikanische Republik und Kenia) ist beachtlich.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Rusumo, Ibana-Makera, 10. 1993, Th. Wagner leg.. 5 ♀ (Paratypen) vom gleichen Tag und Fundort. Alle Ex. von Baum-Nr. T. n. 1; auf *Teclea nobilis*. 1 ♀ (Paratypus), Congo, Parc National Albert, 15. 07. 1955, P. Vanschuytbroeck leg. 1 ♂ (Paratypus), Äthiopien, 4 km SW von Jimur, Bellela Forest, 2100 m, 11. 1971, R. O. S. Clarke leg. 1 ♂ (Paratypus), Rep. Centralafrique, Bambari, 3. 1966, G. Pierrard leg. 1 ♀ (Paratypus), Kenya, Elgon vers Est, 2500 m dans humus, 4. 12. 1953, N. Leleup leg. Holotypus im Museum Koenig, Bonn; Paratypen im Museum Koenig und in Coll. Evers.

Morphotroglops tecleae n. sp.

Beschreibung: ♂. Glänzend. Mit sehr feiner grauer Pubeszenz, ohne Seten. Kopf und Halsschild sehr fein punktiert (Abb. 7). Flügeldecken deutlich, nicht sehr dicht, leicht vertieft punktiert.

Schwarz. Vorderbeine gelb, die Schenkel oberseits mit einem dunklen Strich. Fühlrglieder 1–4 gelb, 3–4 oberseits mit einem braunen Flecken in der Mitte. Kopf gelb-orange.

Kopf mit den Augen sehr breit, fast doppelt so breit wie der Halsschild. Halsschild länglich und schlank, in der größten Breite schmaler als der Kopf zwischen den Augen, nach hinten deutlich ausgebuchtet und scharf gerandet. Die Basis etwa halb so breit wie die Basis der Flügeldecken. Basis der Flügeldecken so breit wie der Kopf zwischen den Augen. Seiten der Flügeldecken im ersten Drittel parallel, nach hinten schwach erweitert, schlank und länglich. Fühler lang, schlank, die Mitte des Halsschildes erreichend, die Glieder 2 kugelig, 3–4 kurz, wenig länger als breit, 5–11 etwa doppelt so lang wie breit. Alle Glieder schlank und geringfügig konisch. Pygidium in der Mitte kurz V-förmig eingeschnitten.

Kopf flach, zwischen den Augen mit einer leicht V-förmigen un tiefen Grube vom Vorder rand der Augen fast zur Augenmitte. An der Basis der V-förmigen Grube in der Mitte des Kopfes befinden sich zwei winzige schwarze Grübchen. Hier mündet die Drüse des Excitators (nur ab 100x sichtbar). Hinter den schwarzen Grübchen ist die Pubeszenz länger gestaltet und

dient wahrscheinlich der Verbreitung des Pheromons durch Oberflächenvergrößerung. Der Vorderrand des Halsschildes ist in der Mitte etwas erhöht zugespitzt und muß als excitatoriale Bildung verstanden werden. Da erst ein ♂ bekannt wurde, ist von dem praekopulativen Paarungsverhalten bei diesem organübergreifenden Excitator naturgemäß nichts bekannt.

♀. Kopf und Extremitäten schwarz, nur die Unterseiten der basalen 2–3 Fühlerglieder rot, Fühler nur leicht kürzer.

Länge: 2.1 (♂)–2.3 (♀) mm.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Rusumo, Ibanda-Makera, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. T. n. 8; auf *Teclea nobilis*. 2 ♀ (Allo- und Paratypus) vom gleichen Fundort. Im Museum Koenig, Bonn, und in Coll. Evers.

Afroebaeus wagneri n. sp.

Beschreibung: ♂. Glänzend. Die Flügeldecken lederartig gerunzelt, daher etwas matt. Schildchen glänzend. Mit dichter gelber Pubeszenz, besonders auf den Flügeldecken. Ohne Seten.

Halsschild, Flügeldeckenspitzen, Analtergit, Beine und Fühler gelb, nur der Kopf und die Flügeldecken schwarz. Die Maxillarpalpen angedunkelt.

Kopf breit. Halsschild etwas breiter als der Kopf mit den Augen, vorne kurz abgerundet, hinten deutlich abgeschrägt, Basis bis zur Seitenmitte breit gerandet. Basis der Flügeldecken breiter als die größte Breite des Halsschildes, nach hinten deutlich breiter werdend, kurz und eiförmig.

Beine schlank und kurz, die Hinterschienen gebogen. das 1., 3. und 4. Fühlerglied etwa so lang wie breit, das 2. Glied kugelig, das 5.–11. Glied etwa 1,5x so lang wie breit.

Spitzen der Flügeldecken in der Mitte ausgezogen und deutlich kugelig gestaltet (Excitator), zwischen dem Excitator und der Naht ausgebuchtet (Abb. 8).

Die Tarsalklammer des zweiten Gliedes der Vordertarsen gelb, nur die Spitze mit einem Kamm schwarzer Seten besetzt und deutlich über das 3. Glied ragend.

♀. Basalglied der Fühler oben schwarz, die 5.–6. Apikalglieder braun.

Länge: 3.0–3.5 mm.

Material: 1 ♂ (Holotypus), Rwanda, Karengera, Cyamudongo, 1700 m, 10. 1993, Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 4; auf *Carapa grandiflora*. 2 ♀ (Paratypen) mit den gleichen Funddaten. 1 ♂ und 2 ♀ (Paratypen) mit den gleichen Funddaten. Baum-Nr. C. g. 12 und C. g. 9; auf *Carapa grandiflora*. 1 ♂ und 2 ♀ (Paratypen), Rwanda, 1700 m, Cyamudongo, 10. 1993. Th. Wagner leg., Baum-Nr. C. g. 3 und C. g. 7; auf *Carapa grandiflora*. Holotypus und Paratypen im Museum Koenig, Bonn; 4 Paratypen in Coll. Evers.

Zusammenfassung

Aus der Kronenregion von drei Baumarten (*Carapa grandiflora*, *Teclea nobilis*, *Lannea fulva*) in Rwanda und Kivu werden 12 Arten von Zipfelkäfern (Malachiidae) nachgewiesen; davon werden 1 Gattung und 8 Arten als neu beschrieben.

Literatur

- Champion, G. C. (1922): Revision of the S. African species of *Dinometopus*, *Troglops*, *Chalicorus*, *Colotes*, *Helcogaster*, and allied genera, with an account of their accessory male characters. — Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 9, 10: 309–358.
- Evers, A. M. J. (1987): Synopsis der Gattung *Apalochrus* Er. und der verwandten Gattungen der Welt. — Ann. Mus. R. Afr. Centr. 253: 1–73.
- Evers, A. M. J. (1990): Synopsis der Malachiidae-Entomocera Afrikas. — Ann. Mus. R. Afr. Centr. 262: 1–44.
- Evers, A. M. J. (1997): Die Gattung *Spinginopalpus* Pic 1903 (Col. Malachiidae) in Zentral-Afrika. — Ann. Mus. R. Afr. Centr. 276: 1–62.
- Pic, M. (1903): Malachides de l'Afrique australe (fin). — Enchance 19: 164–165.

Wagner, Th. (1996): Zusammensetzung der baumbewohnenden Arthropoda in Wäldern Zentralafrikas; mit Anmerkungen zur Nebelmethode und zum Morphotypen-Verfahren. — Mitt. int. ent. 21: 25—42.

c/o Felix Evers, Weinsbergstr. 96, 50823 Köln.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 67—96	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	----------	----------------

A revision of the Palaearctic species of *Lampromyia* Macquart (Diptera, Vermileonidae), with the description of a new Iberian species and a cladogram for the genus

Brian R. Stuckenberg

Abstract. The Palaearctic species of *Lampromyia* Macquart are revised; nine species are recognised. Previous identifications of the two European species are found to be incorrect. *L. cylindrica* (Fabricius) proves to be an African species; *L. funebris* Dufour is retrieved from synonymy for the species occurring in Iberia and France previously known as *cylindrica*. *L. pallida* Macquart also is exclusively an African species; specimens from Spain formerly identified as *pallida* are described as *L. iberica* sp.n. New keys and descriptions are given for all the species, and a neotype is designated for *cylindrica*. Apomorphies establishing the monophyly of *Lampromyia* are discussed. A cladistic analysis reveals three species-groups: the *pilosula* group of Southern Africa, the *canariensis* group of the Canary Islands, and the *cylindrica* group of NW Africa + Iberia/France. The cladogram is fully resolved, and biogeographical conclusions are drawn. An interesting distribution pattern in the Canary Islands is noted: the cladistic age of the species is incongruent with the geological ages of the islands. Two cases of vicariance are identified which evidently involved the dispersal of ancestral stocks from Africa into Iberia and their subsequent isolation.

Key words. Vermileonidae, Palaearctic Region, *Lampromyia*, systematics, cladistics, biogeography.

Introduction

Wormlion flies of the family Vermileonidae in the western Palaearctic fauna are classified into two genera, *Vermileo* Macquart, 1834 and *Lampromyia* Macquart, 1835. *Vermileo* is the more familiar genus in Europe, as it is quite widely distributed in the countries bordering the Mediterranean, and it has been the subject of a considerable literature devoted to the remarkable larval stages which make pitfall traps in fine sand and dust for catching their insect prey. *Lampromyia* is less familiar, being essentially an African genus with a limited extension into the Iberian Peninsula and adjacent parts of France.

In the literature of Palaearctic dipterology, these flies were traditionally considered to constitute a subfamily of the Rhagionidae. This classification gradually lost credibility, partly because of the lack of any suite of apomorphies by which the family Rhagionidae could be defined (Hennig 1967, Woodley 1989). After various authors had queried affinities between vermilionines and rhagionids, the wormlion flies eventually were given family status by Nagatomi (1977), although their relationships could not be clarified. Despite attempts in more recent years to refine the classification of the Lower Brachycera, the affinities of the Vermileonidae are still uncertain and disputed (Griffiths 1994, Stuckenberg 1995a, Nagatomi 1996). The family was segregated by Griffiths (1994) in an infraorder Vermileonomorpha, along with the fossil families Eremochaetidae and Protobracherontidae.

This study extends a series directed at a revision of all the Afrotropical Vermileonidae. Earlier contributions were the description of the new genus *Vermilynx* Stuckenberg (1995a), a revision of the genus *Vermipardus* Stuckenberg (1995b), the description of a second species of *Vermilynx* (Stuckenberg 1996a), and a revised generic classification of the Southern African vermilionids (Stuckenberg 1996b). The scope of this revision of the Palaearctic species of *Lampromyia* has been defined by the new generic classification of Southern African species, most of which were described originally in *Lampromyia*. It was established that a large majority of these species are generically distinct, and that *Lampromyia* is represented in Southern Africa only by a clade of three eastern montane species; the main centre of diversity of *Lampromyia* is now seen to be in the Canary Islands, north-western Africa, and south-western Europe, where nine species are known.

It has been an enduring biogeographical enigma that a vast geographical gap exists between the Southern African and Palaearctic wormlion faunas; both Wheeler (1930) and Hennig (1967) drew attention to this peculiarity. Progress in understanding factors behind the pattern was retarded by a lack of knowledge of the phylogenetic relationships between the members of these faunas. The problem now is more sharply focused: it remains to elucidate affinities only between the species of *Lampromyia*, using the more restricted definition now applied to this genus. In the cladistic study presented below, a clear pattern of relationships is revealed; the resulting cladogram for *Lampromyia* is robust and translates into an informative area cladogram of considerable interest.

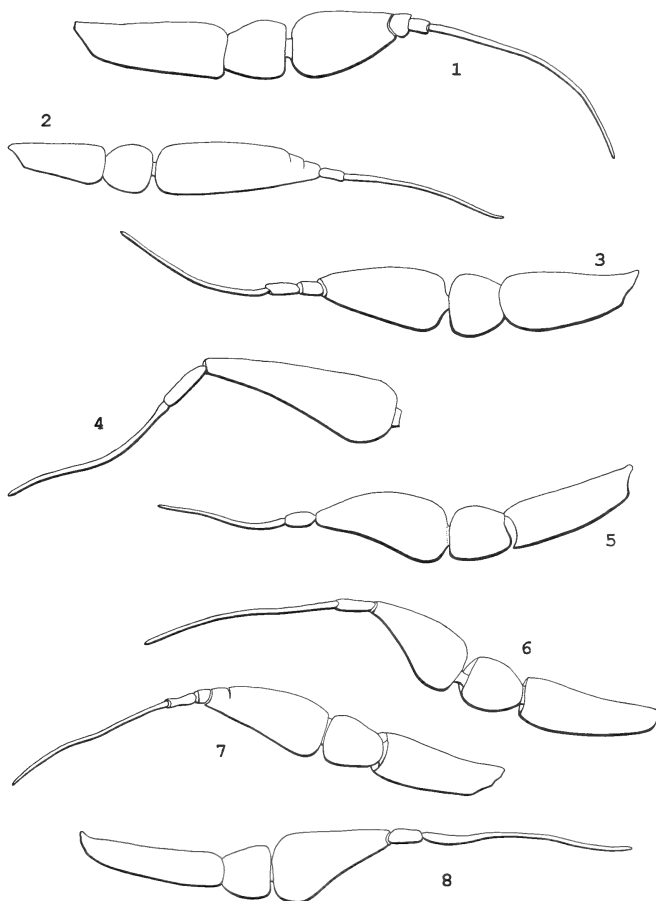
The early literature on Palaearctic wormlion biology was reviewed in detail by Wheeler (1930). Later studies were published by Buchner (1940), Hafez & El-Moursy (1956a, 1956b, 1964), Le Fauchaux (1961), Hemmingsen (1963, 1968, 1977), Hemmingsen & Regner Nielsen (1971), and Frederiksen & Hemmingsen (1972). The larval mouthparts of *Vermileo vermileo* (L.) were examined recently by Ludwig, Smola & Melzer (1996).

Material, methods and antennal segmentation

Specimens used in this study are pinned flies in the following collections: Natal Museum, Pietermaritzburg (NMSA); Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN); Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels (IRSN); Naturhistorisches Museum, Vienna (NHMV); Institut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam (ITZA). Label data are cited as originally given; a slash (/) indicates the end of a line of data, and two (//) indicate data either on a second label or on the reverse side of a label.

Terminology used for male genitalic structures follows that in previous publications (Stuckenberg 1995b, 1996b), and is largely standard. The following abbreviations are used in the illustrations: ae, aedeagus; ag, apical guides, paired distal ventromedian extensions of the synsternite, one on each side of the ventral aperture; cd, mediodorsal projections on upper margins of synsternite; db, dorsal bridge, a transverse sclerotisation across the dorsobasal edges of the gonocoxites, to which the aedeagus is attached dorsobasally; ea, ejaculatory apodeme; gs, gonostyle; p, lateral projections of aedeagus; pr, male proctiger; sn, synsternite, the compound structure formed by fusion of the gonocoxites and (apparently) the hypandrium; va, ventral aperture, a distal ventromedian aperture in the synsternite, partly closed distally by the apical guides. T=tergite, S=sternite.

Reduction of antennal segmentation in Southern African vermilionids was discussed previously (Stuckenberg 1996b). It was shown that the primitive brachycerous condition of a scape and pedicel followed by a tapering series of eight segments, was modified in various



Figs 1–8: Antennae of *Lampromyia* species. 1) *L. canariensis*; 2) *L. fortunata*; 3) *L. hemmingseni*; 4) *L. iberica* sp. n. (scape and pedicel missing); 5) *L. funebris*; 6) *L. cylindrica*; 7) *L. lecerfi*; 8) *L. pallida*. Not to scale.

clades as follows: a) segment 10 becomes more slender and elongate, and segment 9 shorter and narrower, both losing the trichoid sensilla and evolving into a two-segmented stylus; b) segments 3–8 become compacted and undergo fusion in a progressive distal sequence, beginning with fusion of 3 and 4, and proceeding to the condition in some species in which only a composite unit comprising 3–8 exists between the stylus and the pedicel. The stylus thus comprises morphologically segments 9+10 in all species; it evolved to fulfil a tactile function, while the intermediate segments are the carriers of chemoreceptors. To ensure morphological correctness, the scape and pedicel are numbered 1 and 2 respectively, and the stylus segments are numbered 9 and 10; numbering of intermediate segments indicates which are still unfused. For example, in some Palearctic species the formula 1+2+3–7+8+9+10 applies (figs 1, 3); 3–7 indicates fusion of five segments. If a segment is partially fused, it is counted as present.

Inventory of species

Growth of taxonomic knowledge of the Palaearctic *Lampromyia* fauna has been prejudiced by misidentifications of the two species in Europe, to which the names *L. cylindrica* (Fabricius) and *L. pallida* Macquart were applied. Confusion also surrounded the identity of vermilionids in the Canary Islands.

The oldest species, *Lampromyia cylindrica* (Fabricius, 1794), was very briefly described, with reference to coloration only. The source of the material nevertheless was clearly stated to be north-western Africa ('Habitat in Barbaria'), but few authors considered the possible implications of this. Subsequently, a species with similar coloring, named as *Lampromyia funebris* Dufour, was described in 1850 from specimens collected in Madrid ('*Hispaniae campo Matritense*'). It was listed by Osten Sacken (1883) as a synonym of *cylindrica*, and Becker (1908) concurred, stating that he had the 'echte' *cylindrica* from Spain; all subsequent authors accepted and perpetuated this synonymy. In fact, *cylindrica* is exclusively an African species, for which a neotype and restricted Algerian type locality are designated below. *L. funebris*, though closely similar and related, is not conspecific; it is retrieved from synonymy, and this name is applied to the dark-winged *Lampromyia* occurring in Iberia and France.

The second-oldest species and type of the genus, *Lampromyia pallida* Macquart (1835), was described on specimens from Oran on the Algerian coast. Material from Tunis, including the immature stages, was described and named as *L. miki* Marchal (1897), but this species was soon synonymised with *pallida* (Becker 1900). In "Die Fliegen", Lindner (1924) listed three species: *L. canariensis* Macquart of the Canary Islands; *L. cylindrica* (Fabr.), with *funebris* as a synonym, of North Africa and Spain; and *L. pallida* Macquart (with synonym *miki*) not only of North Africa but also of Southern France. Wheeler (1930) noted this and observed that Lindner's record of *pallida* from France was unsupported by definite data. A French record for any *Lampromyia* species first became available when Ségué (1926) stated that *cylindrica* occurs in the Drôme District. Lindner seems to have been the first author to record *pallida* in both Africa and Europe. Ségué (1926), however, considered *pallida* to be distributed in North Africa and the south of Spain, and subsequently (Ségué 1934) he published two Spanish records for *pallida*. A description of the hypopygium of a Spanish specimen identified as *pallida* was published by me (Stuckenberg 1960). During the 1960s, however, I was able to examine *Lampromyia* flies reared by the late Dr A. M. Hemmingsen from larvae he had collected in Tunisia, and also specimens from Spain, identified as *pallida*, in European museums. It was apparent that Spanish specimens were not conspecific with *pallida*. Dr Hemmingsen was informed of my findings and mentioned them in two publications (Hemmingsen 1968; Hemmingsen & Regner Nielsen 1971), thus anticipating the following results.

It turns out that no species occurs on both sides of the Mediterranean: *pallida* is a species of north-western Africa; the closely similar species in Spain is undescribed and is named below as *Lampromyia iberica* sp. n. There is no evidence that any species other than *funebris* occurs in France. The inventories of species by Kertész (1908), Becker (1921), Lindner (1924), Ségué (1926, 1930, 1934), Szilády (1934) and Stuckenberg (1960) are thus defective, and all published keys to the Palaearctic species are invalid.

The most recent catalogue of Palearctic Vermileonidae was published by Majer (1988). It suffers from so many errors and omissions that its scientific value is greatly impaired. Inexplicably, Majer included the South African species *Lampromyia sericea* (Westwood), wrongly stating that its type locality is 'North Africa'.

The following species are recognised in this study:

Lampromyia cylindrica (Fabricius, 1794); NW Africa
Lampromyia pallida Macquart, 1835; NW Africa
Lampromyia canariensis Macquart, 1839; Canary Islands
Lampromyia funebris Dufour, 1850; Iberia, France
Lampromyia lecerfi Ségué, 1928; NW Africa
Lampromyia nigripennis Ségué, 1930; NW Africa
Lampromyia fortunata Stuckenberg, 1971; Canary Islands
Lampromyia hemmingseni Stuckenberg, 1971; Canary Islands
Lampromyia iberica sp.n.; Iberia.

Cladistic analysis

In the cladistic analysis presented below, it emerges that *Lampromyia* comprises three distinctive, monophyletic, allopatric species-groups: the *pilosula* group of Southern Africa (3 species), the *canariensis* group of the Canary Islands (3 species), and the *cylindrica* group of north-western Africa, Iberia and France (6 species). A cladistic demarcation of *Lampromyia* that spans the gaps between these groups, in a manner confirming the monophyly of the genus, proves to be based on limited evidence.

General exoskeletal morphology of *Lampromyia* and related afrotropical genera is notably constant and appears plesiomorphic. The main modifications involve a suite of specialisations linked to anthophily and to diversification of male genital structures. Morphological diversification during cladogenesis was associated particularly with mouthpart evolution (rostral elongation and labellar modifications), antennal specialisations (evolution of a style and fusion of segments), and changes to the form of components of the hypopygium. The terrestrial larval habit, specialised predatory behaviour based on pitfall-trapping, and associated larval morphology, are constant and plesiomorphic for the entire family. This may be associated with a uniform, distinctive female genital and postabdominal morphology, possibly linked to a consistent oviposition behaviour (for data on oviposition, see Hemmingsen & Regner Nielsen 1971).

In the Afrotropical vermilionid fauna, *Vermipardus* of South Africa has several primitive features (Stuckenberg 1995b, 1996b). The other genera constitute a monophyletic sister-group to *Vermipardus*; this comprises *Vermilynix* Stuckenberg, *Leptynoma* Westwood (with subgenera *Leptynoma* s. str. and *Perianthomyia* Stuckenberg) and *Lampromyia*. Adaptations possibly associated with hovering flight during flower visiting characterise *Leptynoma*; the species have a slender body, a more petiolate and narrower wing form, unique specialisations of the radial venation, marked development of strongly reflective silvery pruinescence on the male abdomen (possibly a conspicuous sexual signal in arid habitats and montane shrublands), and apical thickening of the hind tibia.

Lampromyia is now defined mainly by plesiomorphies which involve body habitus, wing form and venation, and hind tibial form (Stuckenberg 1996b). The very

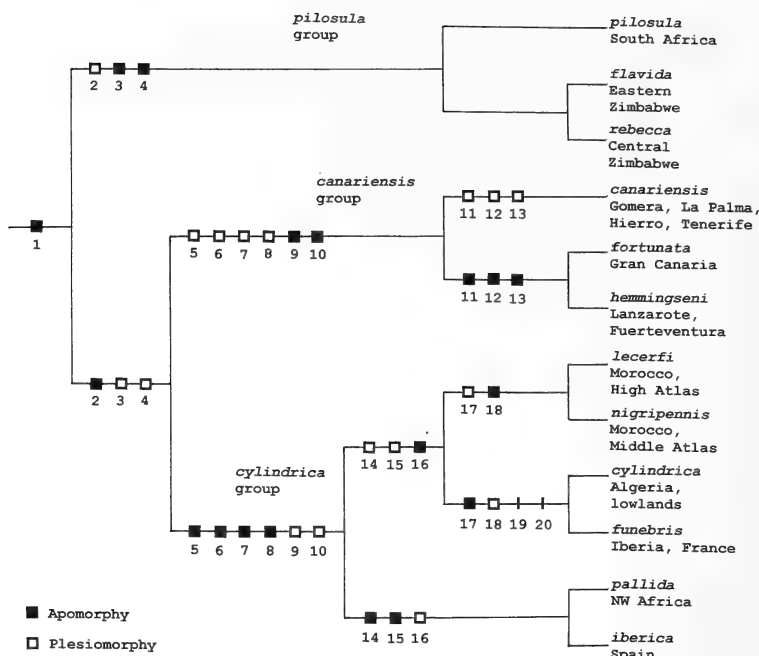


Fig. 9: Cladogram proposed for *Lampromyia*; characters 19 and 20 are treated provisionally as synapomorphies of *L. cylindrica* and *L. funebria*, and are predicted to occur also in *L. lecerfi* and *L. nigripennis* (see text). Relationships within the *pilosula* group are established by Stuckenberg (1996b).

elongate proboscis is a striking apomorphy but also occurs in *Leptynoma*, probably as a homoplasy. The possibility of homoplasy was revealed by the discovery of a difference in the pattern of reduction of the pseudotracheae in the labellum: in *Lampromyia* there is only a single, bifid pseudotrachea in each labellum, whereas in *Vermilynx* + *Leptynoma* the pseudotrachea is trifid (Stuckenberg 1996b). Moreover, the proboscis of *Vermilynx* is of intermediate length, and represents a precursor state to the one in *Leptynoma*. It has been suggested that *Lampromyia* may have evolved from a *Vermilynx*-like form elsewhere in Africa (Stuckenberg 1996b).

Monophyly of *Lampromyia* is demonstrated by this specialisation of the pseudotracheae, in conjunction with the greatly elongate proboscis, but no other apomorphy has been detected for the genus as a whole. However, monophyly of the *cylindrica* + *canariensis* groups (involving 75 % of the species of *Lampromyia*) is proved by a highly apomorphic modification of T8 in the male (character 2 below). The only clade lacking this modification (the *pilosula* group) is clearly monophyletic, and is biogeographically distinctive in its isolation in Southern Africa. Given the geographically fragmented and relictual condition of *Lampromyia*, a scarcity of synapomorphies shared between the *pilosula* group and the distant northern species-groups is not unexpected.

In this cladistic analysis, paragraph numbers correspond to numbers in the cladogram (fig. 9), and the italicized opening statement of each paragraph specifies the apomorphic state. Reference was made to *Vermileo*, *Vermipardus*, *Leptynoma* and *Vermilynx* for outgroup comparison. No male specimens are known for *nigripennis* and *lecerfi*, but two female apomorphies (characters 5 and 6) were found that convincingly place these species in the cladogram. Characters 19 and 20 had to be treated provisionally as synapomorphies of male *cylindrica* and *funebis*. It is predicted that hypopygial characters 7, 8, 19 and 20 will all prove to exist in *nigripennis* and *lecerfi*; if this prediction is fulfilled, the cladogram should be irrefutable.

1. *A single, bifid pseudotrachea present in each labellum.* The most plesiomorphic state is in *Vermileo* which has many pseudotracheae in each labellum in a common brachycerous arrangement; in *Vermipardus* the labella are more specialised, being smaller with the pseudotracheae reduced to a cluster of 6–7 in each labellum; in *Vermilynx* + *Leptynoma* there is a single, trifid pseudotrachea (Stuckenberg 1996b, Figs 10, 11).

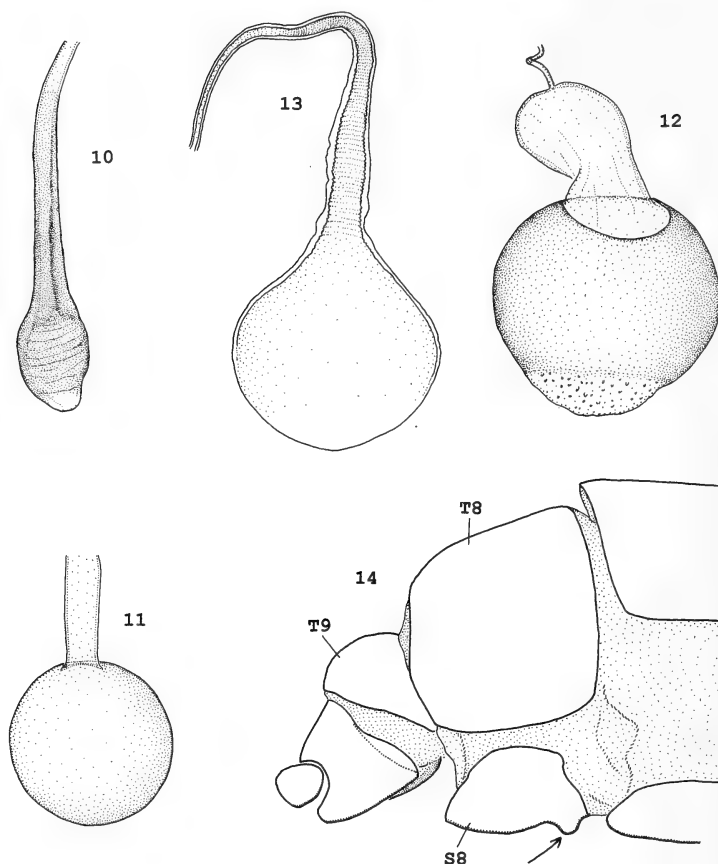
2. *T8 of ♂ deeply concave on posterior margin, much shortened over most of its width and withdrawn under T7, exposed and setose only laterally (figs 21–24, 34).* T8 is completely reflexed beneath T7 except for a small, triangular lateral section which is exposed on each side; the posterior edge of T7 is thus adjacent to the basal border of the epandrium; T8 would be exposed only during mating, when the infolded intersegmental membranes would be extended. Associated with this feature is a characteristic posture in which the hypopygium is flexed dorsad relative to the longitudinal axis of the abdomen, found in the Palaearctic species except those in the Canary Islands. The very large size of the epandrium is made more conspicuous by this posture (figs 24, 34). Character 2 occurs in the Palaearctic species of *Lampromyia* and is assumed for *nigripennis* and *lecerfi*; in the Southern African species, T8 is exposed and of normal, plesiomorphic form. The least modified form of T8 among the Palaearctic species occurs in *hemmingseni* (fig. 18).

3. *Spermathecae small, gradually and irregularly swollen terminally, and darkly sclerotised (fig. 10).* This condition occurs in the Southern African species only; all Palaearctic species have subspherical, less thickly sclerotised, relatively larger spermathecae (figs 11–13), and the same general form occurs in the outgroups. Spermathecal form varies greatly in the Orthorrhaphous Brachycera, but the spherical condition occurs frequently and is probably plesiomorphic. The *canariensis* group and both subgroups of the *cylindrica* group may each be characterised by modifications of the spherical form: all species of the *canariensis* group have the same, least specialised spermatheca (fig. 11); in the *cylindrica* group, material was inadequate for all the species to be examined, but probably in the *cylindrica* subgroup the form in fig. 12 is characteristic, in which a membranous sac arises from a relatively large aperture in the spermathecal wall and gives rise to the duct; in the *pallida* subgroup, the almost colorless spermatheca with long tapering extension and rugose inner surface as found in *pallida* (fig. 13) probably occurs also in *iberica*.

4. *Dorsal bridge extended posteriorly in a symmetrical, apically rounded lobe.* Found only in the Southern African species (Stuckenberg 1960, Fig.11; 1996b, Fig.33). This is a more elaborate state; usually the dorsal bridge is transversely rectangular or arched.

5. *T9 of ♀ extended posteriorly as a short hood with a broad, shallow excision in posterior margin (fig. 15).* The ♀ terminal tergite of all *cylindrica*-group species has this form. What is visible in pinned flies depends on postmortem drying; T9 may become rather flattened dorsoventrally, which has the effect of straightening out the apical emargination, but relaxation by maceration of the postabdomen will reveal its true form. In the *canariensis* group T9 has other forms.

6. *Cerci of ♀ with apical segment short, largely hidden beneath basal segment.* In females of the *cylindrica* group, only the basal cercal segment is clearly exposed in dorsal view (fig. 16). In the *canariensis*-group species, the apical cercal segment is longer and clearly exposed (fig. 14).

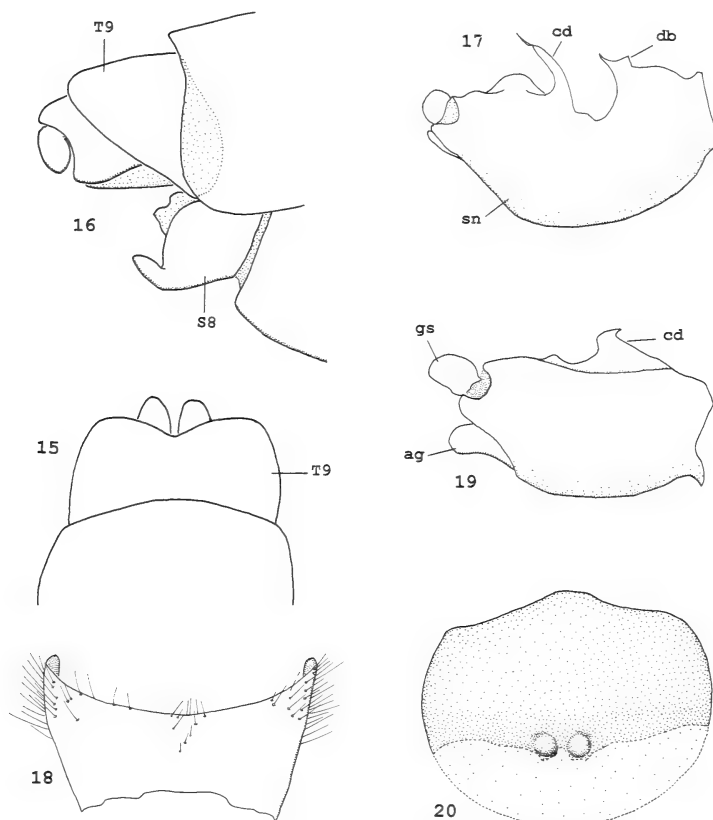


Figs 10–14: 10–13 Spermathecae. 10) *L. flavida*; 11) *L. canariensis*; 12) *L. lecerfi*; 13) *L. pallida*. 14) *L. hemmingseni*, ♀ abdomen, lateral, showing shape of cercus; position of median swellings on S8 indicated by arrow.

7. *Epandrium elongate*, projecting well beyond apex of *synsternite* (figs 24, 34). This condition contributes to the characteristic appearance of ♂♂ of the *cylindrica* group, which seemingly have a disproportionately large hypopygium. A relatively much shorter epandrium occurs in the *pilosula* and *canariensis* groups, and in other afrotropical genera, except, but less markedly, in *Perianthomyia* (Stuckenberg 1996b, Figs 21, 22).

8. *Aedeagus lacking lateral projections*. In *Vermipardus* the aedeagus is a curved tube, this evidently being the plesiomorphic form. In species of *Leptynoma*, *Vermilynx*, the *pilosula* group, and the *canariensis* group (figs 51, 55, 59, p), the aedeagus appears trifold because of two lateral extensions or arms; these do not include the lumen of the aedeagus. In species of the *cylindrica* group, only *funnebris* and *pallida* have any structural development which may be comparable, in the form of dorsally directed flanges on each side of the aedeagus (figs 31, 41, p). As the trifold condition is so widespread, the lack of these lateral arms must be a reversal.

9. *Mediodorsal projection present on upper margins of synsternite*. This structural elaboration is apomorphically developed only in the species of the *canariensis* group (Stuckenberg 1960,



Figs 15–20: Structural details. 15–16 *L. lecerfi*; 15) ♀ terminal tergites, showing apical emargination of T9; 16) ♀ abdomen, lateral, terminal segments, showing shape of cercus; 17) *L. fortunata* synsternite, lateral, showing form of mediodorsal projection (cd) (character 9). 18–20 *L. hemmingseni*; 18) ♂ T8, basal margin below; 19) synsternite, lateral, showing form of mediodorsal projection (cd); 20) ♀ S8, showing position of paired median swellings.

Fig. 32 cd; 1971, Figs. 7, 8, 12, cd). It varies in form specifically, as illustrated below (figs 17, 19, 48, 50, 52, 58, cd).

10. *Aedeagus almost straight* (figs 51, 55, 59). A character of the Canary Islands species. In all other species of *Lampromyia*, and in other afrotropical genera, the aedeagus is strongly curved upwards.

11. *S8 of ♀ with two closely adjacent, median, basal swellings* (figs 14, 20). An exceptional apomorphy in *fortunata* and *hemmingseni* of the Canary Islands.

12. *Epandrium with two deep dorsal invaginations* (figs 54, 56, 57). In *fortunata* and *hemmingseni* these invaginations in the dorsal surface appear ventrally as internal projections; in *fortunata* they are pits with an internal space, but in *hemmingseni* the walls have fused. This is a unique apomorphy.

13. *Aedeagus partly desclerotised apico-dorsally* (figs 58, 59). An exceptional condition found only in *fortunata* and *hemmingseni*.

14. *Dense silvery-grey pruinosity developed on head and thorax*. The characteristic and unique appearance of *pallida* and *iberica* is due to this feature.

15. *Oblique apruinose mark on thoracic pleura.* A bare, shining brown mark descends obliquely forwards from before the wing to the fore coxa, in *pallida* and *iberica*; not seen in any other species of *Lampromyia*.

16. *Wings dark or obviously patterned.* Unusually dark wings without clearcut pattern are a feature of *cylindrica*, *funnebris* and *nigripennis*; in *lecerfi* an intermediate state occurs, with staining of the membrane more constrained into a pattern. In *pallida* and *iberica* the wings are clear with only a limited, weak pattern.

17. *Hind leg unicolorous.* In *cylindrica* and *funnebris* the hind femur and tibia are not darkened apically as in *nigripennis*, *lecerfi*, and the great majority of African vermilionids. The only other Palaearctic species with this feature is *Lampromyia canariensis*.

18. *Mesonotum with only a median vitta (fig. 36).* Both *nigripennis* and *lecerfi* have a simplified mesonotal pattern featuring orange-brown or yellowish-brown general coloring and a single broad, brownish median vitta that does not extend onto the scutellum. In *cylindrica* and *funnebris* the mesonotum is trivittate and the scutellum is darkened on the disc, a common condition in afrotropical vermilionids.

19. *♂ Cerci massive, dark, with form as in figs 25, 29, pr.* This unusual condition, often visible without dissection, occurs in *cylindrica* and *funnebris*; it is treated as a synapomorphy of this pair, but is probably also synapomorphous in *lecerfi* and *nigripennis*.

20. *Epandrium with complex dorsal form (fig. 21).* In *cylindrica* and *funnebris* the epandrium has a median basal depression enclosed by the arms of a Y-shaped elevation that extends posteriorly to the truncated apical margin; the median arm of the elevation is bordered by flattened, rim-like surfaces extending to the posterior margin on each side.

The following preliminary biogeographical conclusions are drawn regarding these palaeogenic flies:

1. The primary division of the genus into the three species-groups, *pilosula* gp + (*canariensis* gp + *cylindrica* gp), is congruent with their interrupted pattern of distribution. The area cladogram thus is: Southern Africa + (Canaries + NW Africa/SW Europe). The great gap separating the *pilosula* group from the others is commensurate with the morphological gap between them.

2. *Lampromyia* appears to be a relict genus of the original African fauna as it used to exist before aridification of the Saharan area and faunal exchange with the Palaearctic Region established the present features of the Afrotropical Region.

3. Although close affinities between the Canarian insect fauna and that of north-western Africa have been noted by various authors, in the case of *Lampromyia* affinities are not so close. The *canariensis* group clearly is a monophyletic clade with a separate history.

4. There is convincing evidence that the Canarian species are related as follows: *canariensis* + (*fortunata* + *hemmingseni*). This results in the unexpected and anomalous discovery that the oldest species (*canariensis*) occupies the geologically younger islands. Moreover, these islands (the western ones — La Palma, Gomera, Hierro, Tenerife) are furthest from the presumed African mainland source of the ancestral vermilionid stock.

5. The *cylindrica* group is deeply cleft into the *cylindrica* and *pallida* subgroups; in turn, the *cylindrica* subgroup separates into two species-pairs each biogeographically different. Elements of both subgroups evidently participated in dispersal events, probably coeval, from Africa into Iberia during a period of dry-land connection between them. Subsequent vicariance produced the two pairs of closely similar species: *pallida* + *iberica*, and *cylindrica* + *funnebris*.

6. The *lecerfi* + *nigripennis* pair is associated with the Atlas orogeny which dates from the Oligocene onwards.

A fuller examination of African vermilionid biogeography is planned for a later publication.

Keys

The southern boundary of the Palearctic Region in China is placed at 30°N latitude (Soós & Papp 1988), so the genus *Vermiophis* Yang, with six Chinese species and one in Tibet, is entirely Palearctic (Yang 1979; Yang & Chen 1986, 1987, 1993). However, *Vermiophis* is unlikely to occur in Europe or Africa.

Key to western Palearctic genera

1. Proboscis elongate, labium more than twice length of mesonotum; labella narrow, dorsoventrally compressed, held closely together; face protruding prominently, subtriangular in profile *Lampromyia*
— Labium very short; labella relatively large and close to ventral surface of head; face curving ventrally and following profile of eye, not visible in lateral view *Vermileo*

Key to species of the Canary Islands

1. Median vitta of mesonotum broad, dark, mat, not divided longitudinally by a pale midline stripe; costal cell conspicuously dark smoky brown; hind tibia and femur uniformly brownish, not obviously darker apically. [Dark species with conspicuous greyish pruinose bands on abdomen; Tenerife, La Palma, Gomera, Hierro] *canariensis*
— Mesonotum with two narrow, dark, median vittae separated by a conspicuous pale midline stripe; costal cell weakly colored, not much darker than rest of wing; hind femur and tibia contrastingly dark brown over short apical section 2
2. Brownish, hairy flies, with bright reddish-yellow pruinescence and obvious hairs on head and thorax; no greyish pruinescence on abdominal tergites of either sex; male abdomen uniformly wide and abundantly clothed with dark, erect hairs; wing shining smoky brown; R_{2+3} usually with moderate posterior recurvature apically. [Lanzarote, Fuerteventura] *hemmingseni*
— Head and thorax silvery-grey pruinose; tergites with basal bands of silvery pruinescence in both sexes; male abdomen slightly petiolate, without conspicuous hairs; wing greyish-hyaline, costal cell pale brownish; R_{2+3} without apical recurvature, strongly flexed forwards to costa. [Gran Canaria] *fortunata*

Key to species of north-west Africa

1. Face, frons, occiput and thorax extensively and densely silvery-grey pruinose; mesonotum with conspicuous marks posteriorly (fig. 35); pleura with oblique, shining brown band; R_{2+3} with abrupt or angular apical bend. [Coastal Tunisia and Algeria, probably also Morocco] *pallida*
— Not conspicuously silvery-grey flies with such markings; R_{2+3} not abruptly bent forwards apically 2
2. Hind legs almost unicolorous; median mesonotal vitta extending onto scutellum which is intensely dark on disc. [Abdomen blackish or brownish-black; Algerian coastal hinterland] *cylindrica*
— Hind tibia and femur both contrastingly darker apically; median vitta of mesonotum not extending onto scutellum [Atlas ranges] 3
3. Conspicuously bicolorous species, thorax orange-brown, abdomen intensely dark blackish-brown; wing almost uniformly intense smoky-brown, costal cell not distinctly darker than adjacent cells; cell r_1 without a clear subtriangular area basally; fork of R_4 and R_5 longer and narrower (fig. 33). [Middle Atlas] *nigripennis*

— Almost uniformly yellowish-brown or orange-brown species; female abdomen irregularly darker apically in more mature specimens, but no strong colour contrast between thorax and abdomen; wing not uniformly colored, greyish with weak smoky-brown tinge which is stronger in anterior cells, or greyish with brownish staining bordering veins, but costal cell always more strongly colored and a conspicuous pale area present in base of cell r_1 ; radial fork as in fig. 32. [High Atlas] *lecerfi*

Key to European species

1. Pale species, wing clear with only sparse, weak, brown staining around some veins; mesonotum with three similar dark vittae heavily overlain with greyish pruinescence; abdomen mostly orange, with dark brown markings across T1 and T2; hind femur and tibia contrastingly dark brown apically. [Pleura greyish pruinose, with bare shining brown band obliquely between wing and fore coxa; Iberia] *iberica* sp. n.
- Dark species, wing macroscopically entirely dark brown; mesonotum with a single, very dark brown median vitta; abdomen uniformly dark chocolate-brown or blackish-brown; legs uniformly yellowish-brown [Iberia, southern France] *funebis*

Taxonomy

cylindrica group

Synapomorphies defining this group: characters 2 and 5—8 above.

cylindrica subgroup: *cylindrica* + *funebis*

Species with dark wings and body; antennae bicolorous; hind femur and tibia unicolorous; thorax dark brown with dark chocolate-brown median vitta and somewhat fugitive lateral vittae; scutellum dark on disc; abdomen uniformly blackish or brownish-black, hypopygium paler; epandrium (figs 21, 24, 28) very large, its dorsal surface with Y-shaped form, obliquely flexed dorsally relative to longitudinal axis of abdomen; aedeagus (figs 27, 31) strongly curved, lacking ventral keel and lateral arms (possibly represented in *funebis* by the flanges marked p in fig. 31); ventral aperture large (fig. 26, va); gonostyles short, truncate; male cerci (figs 25, 29) large, dark, enlarged apically and protruding; dorsal bridge (fig. 30, db) arched, concave posteriorly. Spermathecal form like that in *lecerfi* (fig. 12), opening in spermathecal wall relatively smaller than illustrated for that species.

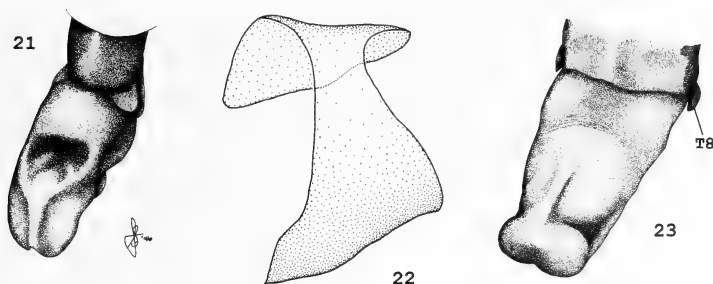
Separated by many hypopygial characters (compare figs 24—27 and 28—31): shape of aedeagus, male cerci, and gonostyli notable; *funebis* has a short antennal stylus (fig. 5) with apical segment about equal to length of scape; in *cylindrica* (fig. 6) stylus longer, scape about $\frac{3}{4}$ length of apical stylus segment; frons silvery-grey pruinose in *cylindrica*, greyish with warm yellowish overtinting in *funebis*.

Lampromyia cylindrica (Fabricius, 1794)

Empis cylindrica Fabricius, 1794: 403.

All published references to this species as a member of the European fauna are misidentifications and refer to *L. funebis* Dufour.

Fabricius described this species on an unknown number of specimens in the collection of R. L. Desfontaines. According to Zimsen (1964), Desfontaines travelled in Tunisia and Algeria around 1790, where he collected plants and insects. His collection of insects was placed in the Paris Museum in 1828, but now appears to be lost. A series from Algeria, identified as *cylindrica* by J. Villeneuve, is in the IRSN; it matches the description by Fabricius and is here accepted as of his species. Designation of a neotype from this series is warranted. All the



Figs 21–23: 21) *L. funebris* apex of ♂ abdomen, showing form of epandrium — T8 is largely withdrawn beneath T7 and only its postero-lateral corners are exposed (see fig. 24). 22–23 *L. pallida*; 22) ♂ T8, oblique dorso-lateral, posterior margin on left; 23) apex of ♂ abdomen, showing form of epandrium in postero-dorsal view, posterior margin of T7 adjacent to basal margin of T9, only the postero-lateral corners of T8 visible.

specimens were collected at Mascara, in a district between the Algerian coast and the interior high plateau that has long been settled, and is on a route that travellers such as Desfontaines would probably have used.

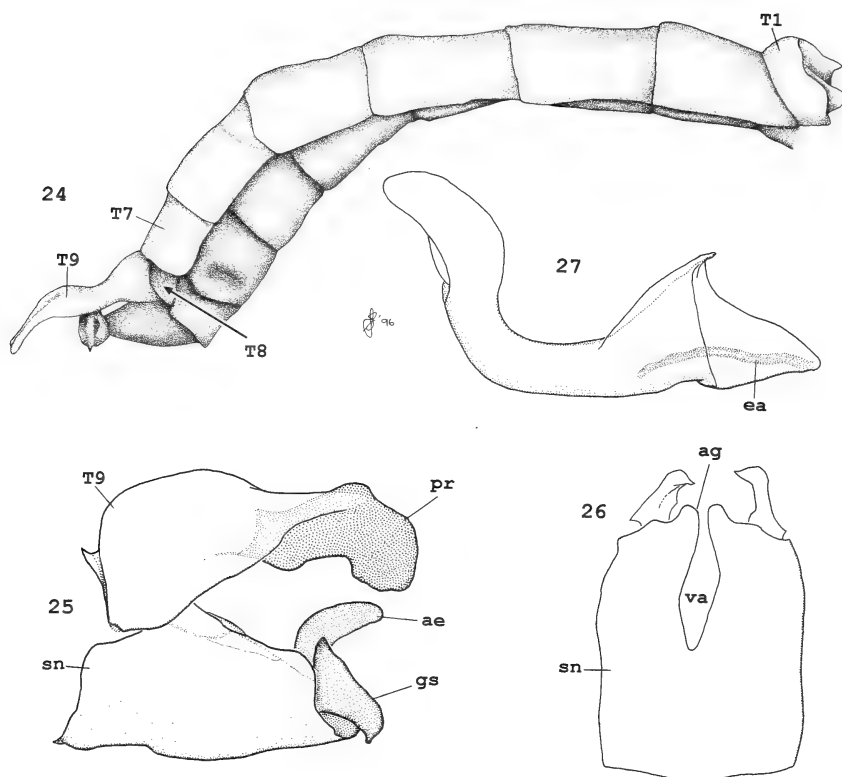
Neotype designation: ♂, Mascara/ (Algeria)// [illegible hand-written date] (IRSN). Other specimens seen are as follows: 1 ♂, Mascara, Algeria/ Dr J. Bequaert. 1 ♂, labelled like Neotype. 2 ♀ ♀. labelled like Neotype, date '26 Juni 1910'. 1 ♀, Mascara/ (Algerie)/ [date illegible except year 1908]// *Lampromyia/ cylindrica/* F. All specimens bear the following printed label: Coll. J. Villeneuve/ *Lampromyia/ cylindrica* F./ R.M.N.H.Belg.15.392. Part of this series was not seen by me.

Male

Head: Antenna (fig. 6) light brown, 1+2+3—8+9+10, 3—8 short, subpyriform; proboscis about 2.7x mesonotal length; face and proboscis dark brown, face bare and shining on sides, thickly brownish pruinose medially, silvery-grey above; frons as wide as long, slightly narrowed apically, shifting shining greyish pruinose over dark brown ground colour; ocellar tubercle shining blackish-brown; occiput with narrow median stripe of dark velvety brown from ocellar tubercle to cervix; remainder of occiput with fugitive, shining, brown-tinged greyish pruinescence.

Thorax: Pronotum dark brown with velvety pruinescence that changes colour with position, in some views silvery-greyish, pale golden in others; mesonotum darkish brown (most evident laterally), with a broad, median, dark chocolate-brown vitta which narrows posteriorly; in dorsolateral view a dark brown sublateral vitta appears adjacent to median vitta, extending from just behind level of humeral callus, in other views these sublateral vittae obscured by shifting colour of mesonotal pruinescence which is warm pale brownish changing to shining greyish; a small, quite intensely dark brown, subtriangular mark postsuturally on lateral declivity above wing; scutellum brown on sides, darkened on disc; pleura mostly strongly brownish with silvery or pale golden pruinescence; posterior pleura and coxae strong yellowish-brown, legs almost uniformly yellowish-brown; metanotum yellowish-brown with narrow brown median stripe in neotype, golden pruinose in more mature specimens.

Wing: Membrane with extensive brownish diffusion around all veins, with weakly developed greyish areas within most cells, these not apparent macroscopically; a conspicuous, uncolored, subtriangular area in base of cell r_1 , and a clear streak in cell sc above it; R_{2+3} gently curved at base, strongly curved forwards to costa apically where there is also a gentle posterior



Figs 24–27: *L. cylindrica*. 24) ♂ abdomen; 25) hypopygium, epandrium incomplete (see T9 in fig. 24); 26) synsternite, ventral; 27) aedeagus, lateral.

recurvature; fork of R_4 and R_5 widely divergent, R_4 a little more curved than R_5 , enclosing wingtip almost symmetrically; cell m_3 closed and stalked, anal cell open.

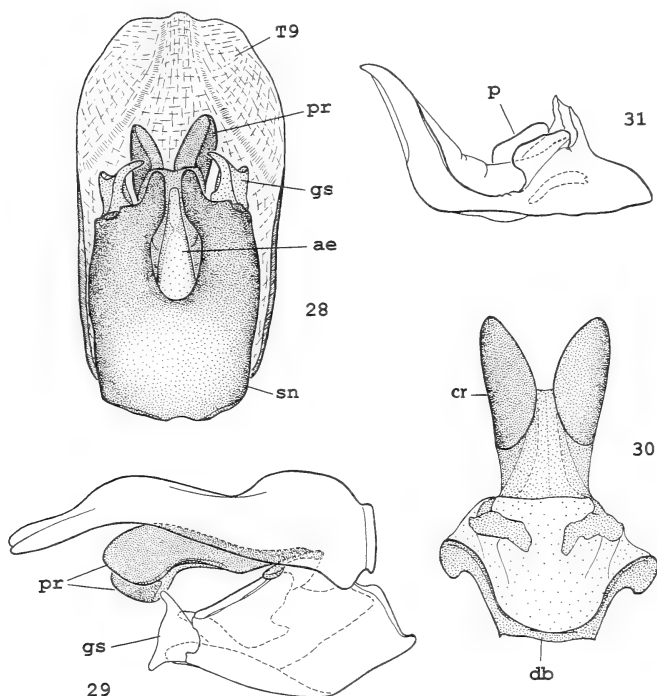
Abdomen (fig. 24): Mostly black, T1 brownish-black laterally, hind margins of T2 and T3 narrowly dark brown; vestiture usually inconspicuous, in anterodorsal view most tergites are seen to have narrow basal bands of fugitive pruinescence fluctuating in colour from greyish to reddish-aureous, elsewhere the tergites with small, fine, recumbent, dark reddish-brown hairs; hypopygium contrasting reddish-brown in mature specimens, yellowish-brown in neotype.

Wing length: Neotype 8.0 mm, other ♂♂ 8.0–8.6 mm.

Female

Closely resembling ♂; abdomen shining dark brown to brownish-black, depending on maturity; proboscis length 2.5–3.0 x mesonotal length; three subspherical, pale brown spermathecae in segment 7, like those in *lecerfi*.

Wing length: 7.0–8.4 mm.



Figs 28–31: *L. funebris*. 28) hypopygium, ventral; 29) hypopygium, lateral; 30) ♂ proctiger and dorsal bridge, dorsal; 31) aedeagus, lateral. (From Stuckenberg 1960.)

Lampromyia funebris Dufour, 1850 stat. rev.

Lampromyia funebris Dufour, 1850, p. 152, pl. vi, fig. 14; Hemmingsen & Regner Nielsen, 1971, pp. 177–8, 201. Not *Lampromyia cylindrica* (Fabricius, 1794) of other authors.

The taxonomic history of this species is described above. It was wrongly synonymised with *cylindrica* by Osten Sacken (1883), and this was accepted by subsequent authors.

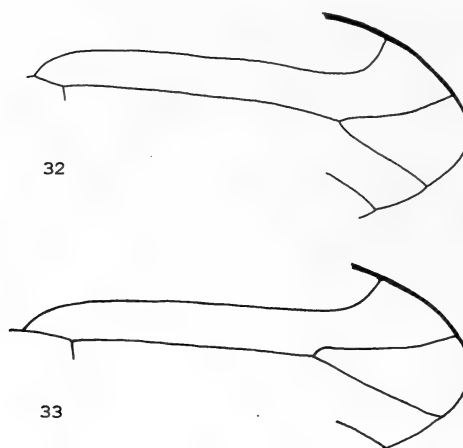
Séguy (1926, 1934) provided a drawing of a fly of this species, captioned as '♂' *cylindrica*; the drawing in fact shows a ♀.

Type locality: Madrid, Spain; no extant type material known.

Previous records (as *cylindrica*): SPAIN: Ribera (Lérida) (Séguy 1934); Barcelona (Séguy 1926). FRANCE: Drôme District (Séguy 1926); Pyrenees, Ax. (Stuckenberg 1960).

New records: SPAIN: 1♂. Aragon, Albarracin (NHMV); ♂♂ ♀♀. Valle de Puerto de Santa Maria, and Camino de la Nieve, Arcos da Frontera, numerous specimens reared from larvae by A. M. Hemmingsen (NMSA and Zoological Museum, Copenhagen). Dr Hemmingsen (in litt.) found this species to be common at the localities in southern Spain cited above. It still occurs in the Barcelona area from where I have seen specimens collected recently by Dr Miguel Carles-Tolrà.

Diagnostic characters: The few external characters distinguishing *funebris* from *cylindrica* are given under that species. Hypopygial characters (figs 21, 28–31): aedeagus,



Figs 32—33: Radial venation, showing shape of radial fork and relative length of R_{4+5} . 32) *L. lecerfi*; 33) *L. nigripennis*.

male cerci and gonostyli obviously of different shape. Spermathecae like those in *lecerfi* (fig. 12).

cylindrica subgroup: *lecerfi* + *nigripennis*

Two fairly large species with orange or orange-brown thorax, mesonotum with a single broad, chocolate-brown median vitta, a small dark brown lateral spot postsuturally on supra-alar declivity, scutellum not darkened on disc, face sinuous in profile, antennal segmentation $1+2+3-6+7+8+9+10$ (*lecerfi*, fig. 7, assumed for *nigripennis*), hind femur and tibia darkened apically, and apical part of R_{2+3} only gently curved (figs 32, 33).

Lampromyia lecerfi Séguy, 1928

Lampromyia lecerfi Séguy, 1928: 45; Séguy 1930: 67–8, fig. 60.

The original description was scanty and unillustrated; Séguy (1930) subsequently published another description, with a drawing of the fly.

Type material: Conflicting information was given by Séguy; originally he cited only one specimen, a female, for which he gave the following data: 'Maroc: Grand-Atlas: Timmel (F. Le Cerf)'. In the second description he amended the data: 'Timmel (Goundafa), 17–24. v. 27 (F. Le Cerf & Talbot) [Type]'; but he also recorded another specimen as 'Cotype', labelled: 'Asni, 3. v. 1928 (R. Benoist)'. The specimen from Timmel must be accepted as the holotype; the 'Cotype' from Asni has no status as a type as it was not part of the original material. Both specimens are in the MNHN and have been examined by me. Holotype ♀: labelled 'TYPE' in red, with four other labels: 1) Museum Paris; 2) Timmel/ G. Atlas (Goundafa)/ 17. 24. v. 1927; 3) Miss. Le Cerf/ & Talbot/ Grand Atlas/ 28. iv a 9. vi. 1927; 4) *Lampromyia/ Le Cerfi/ Type Seguy/ E. Séguy det. 1928*. 1 ♂: labelled 'COTYPE' in red; three other labels: 1) Museum Paris/ Asni/ 31. v. 1928/ R. Benoist 1928; 2) Museum Paris/ Maroc/ R. Benoist 1919; 3) *Lampromyia/ Le Cerfi/ Cotype Seguy/ E. Séguy det. 1928*. No locality called 'Timmel' could be found in gazeteers; the closest is Tinmelrit (30°47'N, 8°01'W); Goundafa is a tribal area at about 31°00'N, 8°05'W. Asni is at 31°17'N, 7°58'W.

New records: MOROCCO: 4 ♀♀. Oukaïmeden/ 2500–2800 m/ 12-22-vii-1977// Maroc Ht Atlas/ Massif Toubkal/ v.Oorschof, Houkes & Oosterbroek (ITZA). This species is known only from the western end of the High Atlas Range, in the region of the Toubkal Massif (31°03'N, 7°57'W).

♀ Holotype

Head: Face projecting strongly, sinuous in profile, brown with shifting golden pruinescence; proboscis dark brown, about 2.5x mesonotal length; frons dark brown with greyish pruinescence laterally ('Cotype' frons greyish with yellowish overtinting, medially shifting where dark brown in some positions); ocellar tubercle shining blackish; occiput with dark brown, median, linear mark to cervix; antennae bicolorous, scape and pedicel orange-brown, remainder dark brown; segments 3–8 form an elongate subovoid unit.

Thorax: Orange-brown, with broad chocolate-brown median vitta that extends anteriorly onto pronotum, fading out posteriorly; a small, dark brown, somewhat fugitive mark, surrounded by golden pruinescence, on upper part of lateral declivity above wing attachment.

Wing: Greyish-hyaline with brownish tinge irregularly developed beneath stigmal area and in first basal cell; a characteristic colourless area in base of cell r_1 ; fork of R_4 and R_5 as in fig. 32, R_{4+5} measured from r-m crossvein to start of fork about 2.4 times length of R_5 .

Abdomen: Yellowish-brown, lateral tergal margins narrowly darkened, apically the abdomen darkened, possibly partly by postmortem changes ('Cotype' with only weak apical darkening).

Wing length: Holotype 9.8 mm, 'Cotype' 10.8 mm.

♀ Oukaïmeden series: More recently collected and evidently fully mature. Wing greyish-hyaline with brownish suffusion along all veins and throughout costal cell, anteriorly in first basal cell, and in and below stigmal area; clear subtriangular area in base of cell r_1 present but not as large as in Holotype. Slide-mounted antenna reveals an incomplete dorsal suture between 7 and 3–6 (fig. 7). Three subspherical, pale brown spermathecae in segment 7, subcylindrical, apical end pale with small, highly refractive surface irregularities; a large circular opening basally from which a membranous sac emerges, a very slender duct arising from this sac (fig. 12).

Lampromyia nigripennis Séguy, 1930

Lampromyia nigripennis Séguy, 1930: 68.

This species is inappropriately named: the wings are strongly smoky brown.

Type material: Séguy referred to only one specimen, sex not stated, for which he gave the following data: 'Moyen Atlas: Berkine [Morocco, 33°46'N, 3°51'W], 1350–1400 m., jardins dans le Tlet n'Rhor, 10. vi. 29 (F. Le Cerf)'. However, the specimen labelled as 'TYPE' of this species (MNHN) has different locality data; it bears two original labels: 1) Ras el Ksar [33°58'N, 3°50'W]/ 900m/ 12–13. vi. 29/ F. Le Cerf// Museum Paris/ Meudon. 2) *Lampromyia nigripennis* Séguy/ Type/ E. Séguy det. 1929. Dr L. Tsacas (in litt.) informed me that he has not been able to find the specimen from Berkine, and he has no explanation for this discrepancy. As Berkine and Ras el Ksar are close together and were visited almost on consecutive days by the collector, I accept this unique specimen as the Holotype and have labelled it as such. It is in quite good condition, except that only the left fore and hind legs are present and both antennae are broken. This species is known only from its type locality at the north-eastern end of the Middle Atlas Range.

♀ Holotype

Head: Face strongly protruding, front edge sinuous in profile, brownish with thin, pale aureous pruinescence, bare on sides; proboscis black, slender, about 2.6x mesonotal length; frons broader than long, with slightly curved, linear impression on each side, these demarcating a slightly raised median area; frons and occiput greyish pruinose with slight sepia overtint; ocellar tubercle shining blackish; occiput with dark brown median stripe from tubercle

to cervix, narrowing posteriorly, clearly visible in dorsal view but disappearing under pruinescence in posterior view; only scape and pedicel present, pale brown.

Thorax: Entirely orange, fore and hind coxae translucent yellowish; a narrow, dark brown stripe before anterior spiracle; mesonotum with broad, brownish median vitta which encloses a narrow, paler midline stripe; median vitta extending onto pronotum, posteriorly fading away in an apruinose prescutellar area; a small, somewhat fugitive, postsutural dark brown spot on each supra-alar declivity; mesonotal pruinescence fine, shifting pale silvery yellow; scutellum and metanotum clear dull orange. Fore leg uniformly clear yellowish; hind femur and tibia yellowish with poorly defined dark brown apical section; hind tarsus dark brown; trochanters edged with black.

Wing: Uniformly dark smoky brown; no colorless area in base of cell r_1 ; R_{2+3} with gentle forward curvature apically; fork of R_4 and R_5 quite long, almost symmetrical (fig. 33), R_{4+5} measured from r-m crossvein to start of fork about 1.7 times length of R_5 ; cell m_3 closed at wing margin, anal cell open.

Abdomen: Relatively broad, slightly petiolate at junction of T2 and T3; shining blackish, in some views with obscure brownish tinge.

Wing length: 11.2 mm.

pallida subgroup: *pallida* + *iberica*

Two quite large species; face, frons, occiput and thorax thickly greyish or silvery pruinose; ocellar tubercle contrastingly very dark; antenna 1+2+3—8+9+10; upper pleura with conspicuous apruinose shining strip descending obliquely forwards between wing and fore coxa; abdomen largely apruinose, shining pale orange-brown, with dark lateral markings on tergites; wing clear with weak pattern of small brownish marks; R_{2+3} apically bent abruptly towards costa; spermathecae (*pallida*) round, pale, extended into elongate, narrow, internally rugose necks to which ducts are attached (fig. 13); hypopygium prominent, epandrium large (figs 34, 37, 43), proctiger elongate (fig. 37); aedeagus (figs 45, 46) strongly flexed near base, lacking definite lateral extensions or these possibly represented by undulant flanges in *pallida* (fig. 41, p), lacking ventral keel (fig. 41) or a small one present (fig. 45); dorsal bridge (fig. 44, db) arched, convex posteriorly; ventral aperture small (fig. 43) or absent (fig. 38); apical guides rounded (figs 38, 42, ag); gonostyli narrow (figs 40, 42, gs); ejaculatory apodeme (fig. 41, ea) slender, slightly curved.

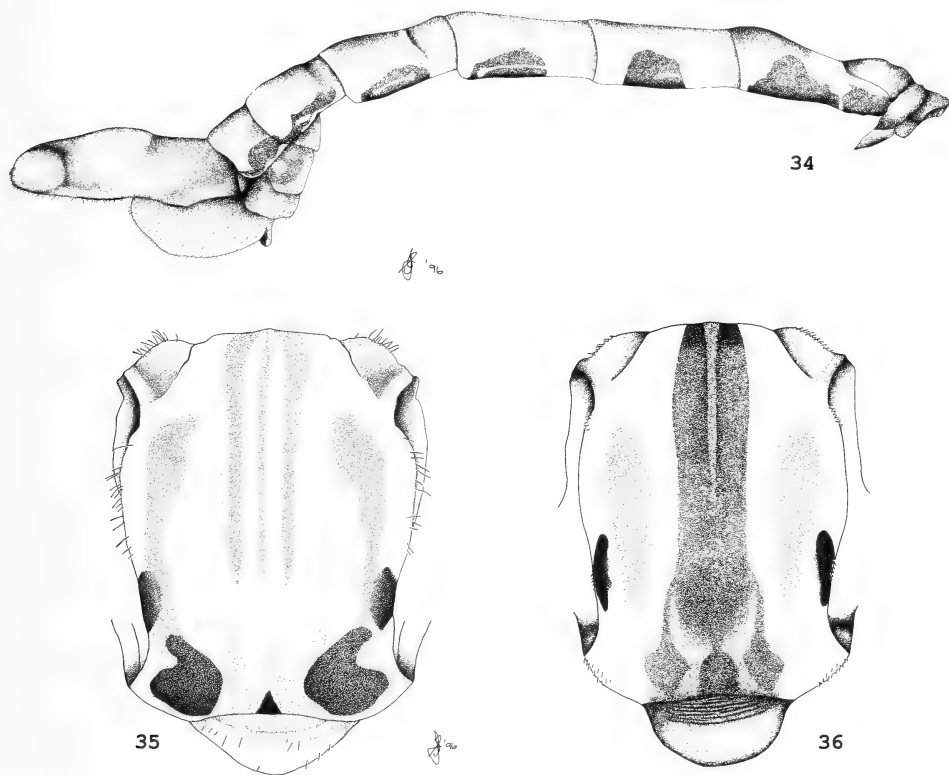
Key to these species:

1. Humeri apruinose, shining, contrasting with pruinose mesonotum; antennal segments 3—8 shorter (fig. 8); T1 narrowly dark on sides only; T2 with lateral dark markings subtriangular and not coalescent medially; mesonotal spots conspicuous (fig. 35). [Africa] *pallida*
 — Humeri pruinose, not shining; antennal segments 3—8 longer (fig. 4); T1 mostly dark brown; T2 continuously dark brown across midline; mesonotal spotting inconspicuous. [Iberia]. *iberica* sp. n.

In *pallida* the anal cell is open, and cell m_3 is closed with a short stalk; in *iberica* the anal cell is closed, and m_3 is closed with a longer stalk (about equal to base of m_2). These features may prove to be variable in long series.

Lampromyia pallida Macquart, 1835

Lampromyia pallida Macquart, 1835: 662, pl. 24, fig. 18; Becker 1900: 7; 1908: 22; 1921: 42; Bequaert 1922: 278; Séguy 1930: 68; Szilády 1934: 231; Hemmingsen 1968: 290—2, 298—300; Hemmingsen & Regner Nielsen 1971: 160—5, 201, figs 4—9. Not *Lampromyia pallida* Macquart sensu Lindner 1924:



Figs 34–36: 34–35 *L. pallida*; 34) ♂ abdomen, T8 visible only as a small, triangular sclerite at base of epandrium; 35) ♂ mesonotal pattern. 36) *L. lecerfi* ♀ mesonotal pattern.

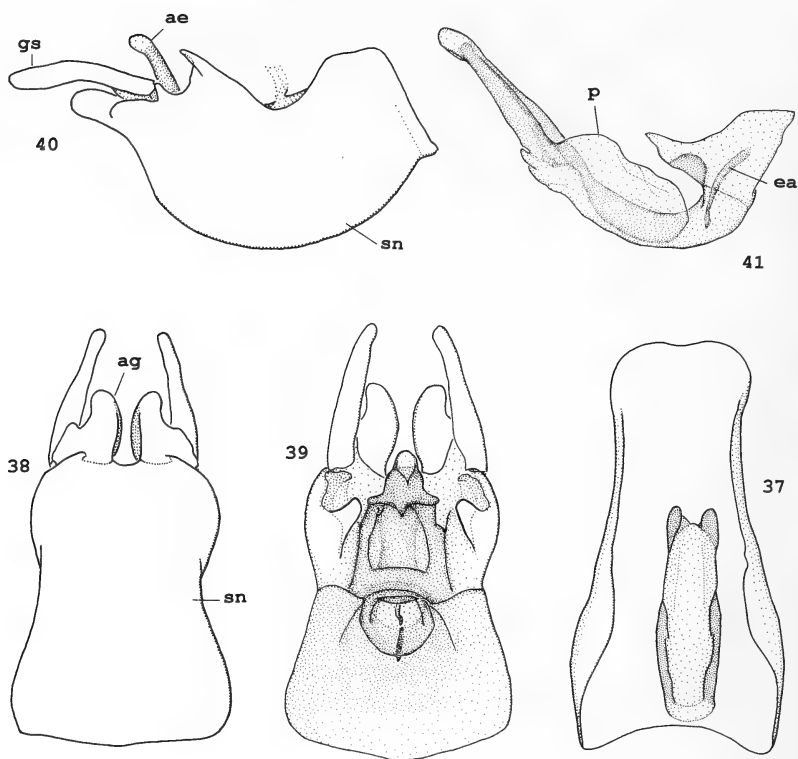
6, 7; Séguy 1926: 93; 1934: 20; Stuckenberg 1960: 250–2, figs 42–45. (Misidentifications of *L. iberica* sp.n.)

Lampromyia miki Marchal, 1897: 6–13, pl. 1, figs 1–14; Becker 1900: 7 (synonymy).

Lampromyia mikii, invalid emendation; Kertész 1908, Séguy 1926, Stuckenberg 1960.

Type locality: Oran, Algeria; no extant type material known.

Previous records: Marchal (1897) found larval colonies between Tunis and Bardo, at an ancient Turkish fort. Becker (1906) visited the same locality and collected larvae which he reared in Germany. Bequaert (1922) found numerous larval colonies and flies in suburban Algiers during June 1910. Hemmingsen (1968) located the site (Fort des Andalous) where Marchal and Becker collected, and found larvae still 'in abundance'; he also discovered *pallida* colonies at Carthago and Qued El Abid, and south of Tunis at an old Roman aqueduct between Mohammedia and Oudna. From larvae taken to Denmark, Hemmingsen reared many flies; specimens from the Tunisian localities were donated to the NMSA, and are the basis of the following description; other specimens are in the Zoological Museum, Copenhagen. The species is thus known from coastal and hinterland districts of Tunisia and Algeria, from Tunis to Oran; it probably also occurs westward in Morocco.



Figs 37—41: *L. pallida*; 37) epandrium and proctiger, ventral; 38) synsternite, ventral; 39) synsternite, dorsal; 40) synsternite, lateral; 41) aedeagus, lateral.

Male

Head: Face nasute, projecting prominently, leading edge almost straight, shining silver pruinose, bare glossy brown laterally; proboscis about 2.8x mesonotal length, when folded posteriorly reaching middle of S4, blackish-brown, palp pale yellowish-brown; frons and occiput thickly ashy-grey pruinose, occiput with pale silvery-yellow hairs; ocellar tubercle shining black; antennae (fig. 8) relatively short, segments 3—8 asymmetrically pyriform.

Thorax: Pronotum pale amber-yellow, thinly silvery pruinose; mesonotum thickly silvery-grey pruinose, posteriorly with conspicuous array of spots (fig. 35), two large, apruinose, glossy dark brown dorsolateral spots, a smaller, median subovoid mark of same colour and gloss, and a pruinose, velvety dark brown spot on lateral declivity above wing base; anterior mesonotal pattern of dark vittae subdued by pruinescence, consisting of narrowly separated median pair which coalesce anteriorly and taper posteriorly to disappear between transverse sutures, and indefinite sublateral vittae which are more intense on their outside margins; humeral calli bare, shining, pale waxy yellow, narrowly bordered by dark brown. Scutellum pale, apruinose yellowish-brown. Metanotum contrastingly shining silvery-grey pruinose on upper half, glossy apruinose brown on lower half. Pleura finely silvery-grey pruinose; glossy apruinose brown stripe obliquely on mesopleuron, a paler brown shining area on pteropleuron beneath wing; prominent dark marks before anterior spiracle and before basicosta; hypopleuron and anterior sternopleuron with brown areas showing through shifting pruinescence.

Legs pale yellowish-brown, coxae silvery pruinose; hind femur and tibia narrowly darkened apically.

Wing: Glossy hyaline, costal cell faintly brown, veins mostly pale brown, darker where adjacent membrane is patterned; weak pattern of brownish area in apex of first basal cell, brownish cloud around apical section of R_{2+3} and faintly around apex of discal cell and base of fork of R_4 and R_5 ; petiole about one-fifth of total wing length; apical flexure of R_{2+3} abrupt, forming almost a right-angle to costa.

Abdomen: Weakly petiolate between T3 and T4; extensively yellowish-brown with bold, narrow, dark brown lateral marks on T1–5; T6–7 narrowly and irregularly darkened along entire lateral margins; T2–6 with narrow, transverse bands of silvery pruinescence basally. Hypopygium (figs 34, 37–41) massive, epandrium projecting conspicuously; distinguished from *iberica* by more elongate gonostylus (gs), swollen apex of epandrium (fig. 23), flanges on aedeagus (p), deeply concave dorsal margin of synsternite (fig. 40, sn), absence of ventral aperture, no ventral keel on aedeagus.

Wing length: Conspicuously shorter than body, 9.6–10.0 mm.

Female

Head, thorax, legs and wings as in ♂, hind coxae brownish laterally; abdomen bicolorous, bright yellowish-brown with strongly contrasting shining dark brown lateral markings, these usually subtriangular, narrowly separated medially on T2–4, coalescent medially on T5–6, in some specimens separated medially on all tergites; T2–6 transversely silvery-grey pruinose basally. Spermathecae (fig. 13), three in segment 6.

Wing length: 11.0–11.4 mm.

Lampromyia iberica sp. n.

Not *Lampromyia pallida* Macquart, sensu Lindner (1924), Séguy (1926, 1934), Szilády (1934), Stuckenberg (1960).

Etymology: Based on Iberia, an ancient name for the peninsula now comprising Spain and Portugal.

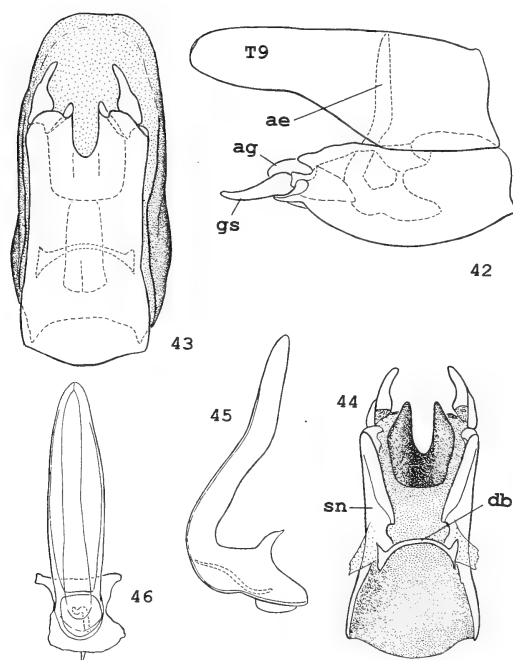
Type material: Holotype ♂ (NHMV): SPAIN: Zaragoza, 21-vi-[190-13 (handwritten label); it bears a determination label of L. Czerny, 'Lampromyia pallida Macq.' Labelled by me 'Holotype *Lampromyia iberica* Stuckenberg', rectangular label with red border. Paratype 1 ♀ (MNHN): SPAIN: Zaragoza, 27.iv.[19-127; the locality labels on both type specimens are in the same handwriting.

Previous records (as *pallida*): SPAIN: Barcelona (Stuckenberg 1960); Sena and Zaragoza (Séguy 1934). Rare in collections, the specimens available date from more than half a century ago. On present evidence, *iberica* seems confined to north-eastern Spain; there are no records supporting the statement by Séguy (1926) that it occurs in the south. It may be significant that most specimens come from the Zaragoza region; this includes the Monegros, '... one of the most desert-like areas in the Iberian peninsula ... its vegetation often resembles that of the North African steppes' (Merz & Blasco-Zumeta 1995). The coloring of *iberica* and its African sister-species *pallida* is of a sort often seen in Diptera of arid biomes.

Male Holotype

Head: Similar to *pallida*; antennal segments 3–8 form a more elongate and tapering unit (fig. 4), style short, about as long as 3–8; colouring and vestiture as in *pallida*; proboscis brownish, 2.7x mesonotal length.

Thorax: Resembling *pallida* but immediately distinguished by lack of dark mesonotal spots; mesonotum densely greyish pruinose, with dark underlying vittae showing through pruinescence quite strongly, comprising a median pair which coalesce anteriorly and terminate posteriorly between wings, and on each side a sublateral vitta starting behind level of humeral callus and terminating posteriorly above postalar callus; declivous postsutural sides of mesonotum entirely pale brownish. Pleura as in *pallida*, but humeri pruinose, not shining; an



Figs 42—46: *L. iberica* sp. n.; 42) hypopygium, lateral; 43) hypopygium, ventral; 44) synsternite, dorsal; 45—46) aedeagus. (From Stuckenberg 1960, as *pallida*.)

oblique band of apruinose, shining reddish-brown across lower part of mesopleuron to upper sternopleuron; lower sternopleuron, hypopleuron and coxae dark brown. Legs pale yellowish-brown, unlike ♂ *pallida* in lacking definite dark brown apical bands on hind tibia and femur.

Wing: Generally as in *pallida*, membrane mostly greyish-hyaline; weakly patterned, brownish in apex of first basal cell, along all of R_{2+3} , around R_4 and R_5 , and apex of discal cell; R_{2+3} more strongly curved basally than in *pallida*, with abrupt forward curvature to costa apically; fork of R_4 and R_5 almost symmetrical about wing tip; in left wing an abnormal vein creates a spurious subtriangular cell in apex of m_3 .

Abdomen: T1 yellowish-brown, dark brown laterally; T2 with large lateral, dark brown markings that narrow subtriangularly medially in posterior half of this tergite; T3—7 pale orange-brown with conspicuous dark brown lateral markings; hypopygium yellowish-brown. Genitalia (figs 42—46) as described and illustrated by Stuckenberg (1960, as *pallida*); dorsal margin of synsternite gently curved, lacking strong curvature of *pallida*; epandrium simpler, more uniform over dorsal surface, lacking terminal swellings of *pallida*; aedeagus simple, lacking flanges.

Wing length: 9.0 mm (body about 13.4 mm).

Female Paratype

Resembling ♂, coloring more intense; proboscis elongate, about 3.3x mesonotal length; antennal segments 3—8 bright yellowish, stylus dark; frons and occiput greyish-pruinose, face silvery; ocellar tubercle dark brown; mesonotum as in ♂, ground colour darker brown, and a small, intensely dark brown spot at posterior end of each sublateral vitta; legs brighter

yellowish-brown, hind coxae dark brown with this coppery pruinescence; hind femur dark brown over about apical one-fifth, hind tibia narrowly dark brown apically. Abdomen apruinose, shining, mostly orange-brown, T2–5 with narrow, silvery pruinose transverse basal bands, T1 and most of T2 dark brown, T2 dark orange-brown medially on posterior half and narrowly along hind margin; T3–6 narrowly dark brown laterally.

Wing length: 10.0 mm.

canariensis group

Synapomorphies defining this group: see characters 2, 9, 10 above. Spermathecal form (fig. 11) distinctive, though unspecialised.

The taxonomic history of the Canarian vermilionid fauna was reviewed by Wheeler (1930), Hemmingsen (1963) and Stuckenberg (1971). *L. canariensis* Macquart was described in 1839 from Tenerife specimens and remained the only species definitely known for many years; it was redescribed and illustrated by Becker (1908) and Wheeler (1930). Becker (1921) later confusingly stated of *canariensis*, *cylindrica* and *pallida*: 'Alle 3 Arten fand ich auf den Kanarischen Inseln.' He gave no supporting data, and his statement may merely have been a lapsus calami. A possible occurrence of *Vermileo* arose from an old record based on larvae by Brauer (1883). Understanding of the fauna emerged only after Axel Hemmingsen discovered worm-lions on all seven of the major islands. He reared many specimens of *Lampromyia*, revealing that three endemic, allopatric species are present (Stuckenberg 1971). No specimens of *Vermileo* were found; Brauer's record of the genus was surely a misidentification.

The material reared by Hemmingsen is mostly now in NMSA. The flies were generally dirty and in poor condition, and this presented problems when I wrote descriptions of the species in 1971. I can now redescribe *canariensis* and *hemmingseni* from clean field-caught specimens.

canariensis subgroup

♀ S8 without basal swellings externally; aedeagus rigidly sclerotised throughout; epandrium without two dorsal invaginations; ventral aperture very large, exposing most of aedeagus.

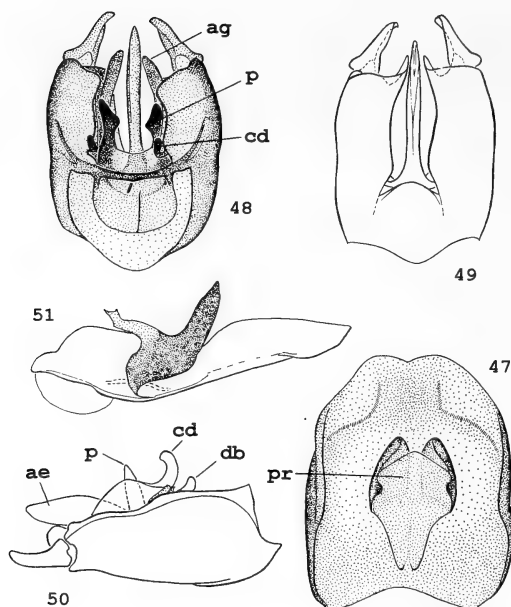
Lampromyia canariensis Macquart, 1839

Lampromyia canariensis Macquart, 1839: 105, pl. 4, figs 7, 7b; Macquart 1840: 29, pl. 3, figs 1, 1a–d; Becker 1908: fig. 4; Becker 1921; Lindner 1924: 7; Séguy 1930: 63; Wheeler 1930: 248–53, fig. 45; Szilády 1934: 231; Frey 1936: 43, fig. 9; Fernandez 1952: figs 1–5; Stuckenberg 1960: 247–50, figs 32–6; Stuckenberg 1971: 81–2, fig. 2; Hemmingsen & Regner Nielsen 1971; Frederiksen & Hemmingsen 1972. Not *Lampromyia canariensis* Macq., sensu Hemmingsen 1963: 237–67.

Material examined: CANARY ISLANDS: 1♂. España/ Islas Canarias/ La Palma/ AC & WN Ellis// Los Tilos/ 3 km SW Los Sauces/ 55 m/ 20.v.11.1985 (ITZA). 1♀. Isl. Canarias/ Tenerife/ B. van Aartsen// Guimar/ 2.iv.1968 (ITZA).

Male

Head: Face blackish-brown, shining ashy-grey pruinose; proboscis blackish, about 3.4x mesonotal length; frons ashy-grey, ocellar tubercle shining blackish; occiput with dark brown hairs and fugitive pruinescence, dark velvety black to greyish with golden-brown overtinting; antenna (fig. 1) 1+2+3–7+8+9+10, separation of 3–7 and 8 incomplete.



Figs 47—51: *L. canariensis*; 47) epandrium and proctiger, ventral; 48) synsternite and aedeagus, dorsal; 49) synsternite, ventral; 50) synsternite, lateral; 51) aedeagus, lateral. (From Stuckenberg 1960.)

Thorax: Mesonotum with strong, broad, very dark brown median vitta of uniform coloring, not enclosing any pale midline stripe, this vitta bordered by stripes of shining brown pruinescence which widen anteriorly, humeral calli and declivous lateral areas shining silvery-grey; pronotum greyish laterally, medially with dark mark bordered by shining brown pruinescence; dark lateral mesonotal vittae dulled by overlying shifting greyish pruinescence; scutellum dark on disc, borders obscurely paler, with silvery pruinescence. Pleura dark, apruinose, shining brown over much of mesopleuron and hypopleuron, appearing paler elsewhere because of overlying silvery-grey pruinescence. Coxae brownish-yellow with poorly defined dark brown areas, all with shifting silvery pruinescence. Fore and middle legs dull orange-brown; hind femur darkish brown, narrowly paler at base, hind tibia uniformly medium brown, tarsus concolorous.

Wing: Pattern distinct (Stuckenberg 1971, fig. 2), membrane greyish-hyaline, veins dark, costal cell dark smoky-brown, apex of cell *sc* and stigmal area beneath similar, also an irregular dark area in apex of first basal cell and along *R*₅; some indefinite brown staining bordering costa in cells *r*₁ and *r*₂, in base of discal cell, base of *m*₁, around *R*₂₊₃ and *R*₄₊₅; cell *m*₃ closed with short stalk, anal cell narrowly open.

Abdomen: Slender, moderately petiolate between T2 and T3; tergites shining brownish-black, T2—6 with conspicuous silvery-grey pruinose basal bands; T7 with very narrow basal pruinose band and testaceous infusion which is also on epandrium. Hypopygium (figs 47—51) distinctive in form of aedeagus, mediodorsal extensions of synsternite (figs 48, 50, *cd*), and very large ventral aperture which exposes most of aedeagus in ventral view.

Wing length: 8.6 mm.

Female

Closely resembling ♂ in coloring and pruinescence; proboscis 2.9x mesonotal length; abdomen conspicuously banded due to densely pruinose basal grey bands on T2–6, occupying about one-third of tergal length, tergites elsewhere bare, shining dark brown; spermathecae (fig. 11), three in segment 6, pale brown, almost spherical, with relatively broad duct arising directly from aperture in wall.

Wing length: 8.4 mm.

fortunata + *hemmingseni* subgroup

♀ S8 with a median pair of external basal swellings (figs 14, 20); aedeagus partly desclerotised apico-dorsally; epandrium with dorsal invaginations (character 12 above); ventral aperture small; proctiger elongate.

***Lampromyia fortunata* Stuckenberg, 1971**

Lampromyia fortunata Stuckenberg, 1971: 82–5, figs 3, 5–9; Hemmingsen & Regner Nielsen 1971: 168–75, 190–3; Frederiksen & Hemmingsen 1972.

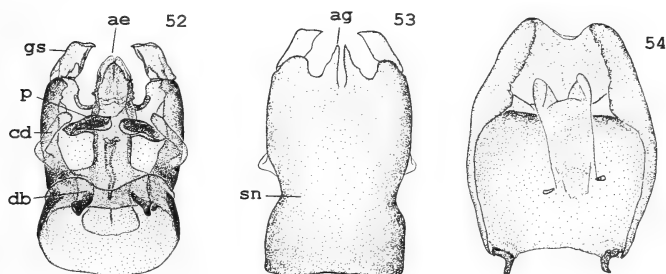
Not *Lampromyia canariensis* Macq., sensu Hemmingsen 1963: 237–67.

Additional description from long series reared from larvae collected on Gran Canaria by Hemmingsen (for collecting data, see Stuckenberg 1971: 85).

Male

Head: Face densely shining silvery-grey pruinose; proboscis black, 2.6–3.5x mesonotal length (in one specimen reaching backwards to midlength of S6); frons greyish pruinose; ocellar tubercle shining blackish; antenna (fig. 2) 1+2+3–7+8+9+10, bicolorous, scape and pedicel pale yellowish-brown, remainder dark sepia brown; occiput with fine, pale hairs, densely pruinose, shining silvery-grey laterally, shifting warm sepia brown dorsally except in median depression below ocellar tubercle which is greyish.

Thorax: Mesonotal pattern complex; a dull golden midline stripe, separating two dark brown stripes which coalesce postsuturally into a paler brown median vitta that extends onto scutellum; these dark stripes narrowly bordered by dull golden pruinescence which in turn is bordered by shining silvery-grey pruinescence that also occurs on sides of mesonotum and on humeral calli; dark sublateral vittae also present, covered with shifting brownish-aureous pruinescence; a dark velvety brown mark on declivity above wing attachment. Pronotum pruinose, silvery-grey laterally, dark brown medially. Pleura mostly brown, shining greyish pruinose. Fore coxae pale yellowish-brown; other coxae brownish like pleura; legs pale yellowish brown, hind femur and tibia both dark brown apically. Scutellum dark brown, thinly



Figs 52–54: *L. fortunata*; 52) synsternite and aedeagus, dorsal; 53) synsternite, ventral; 54) epandrium and proctiger, ventral. (From Stuckenberg 1976.)

greyish pruinose. Postnotum shining brown on lower half, densely silvery pruinose on upper half.

Wing: Greyish-hyaline with dark veins; costal cell only slightly brownish; stigmal area and an irregular strip along posterior side of radial-sector and a short adjacent section of R_1 irregularly brownish; R_{2+3} strongly arched basally, apical portion abruptly curved forwards to costa; cell m_1 closed, usually with short stalk, fork of R_4 and R_5 almost symmetrical about wingtip, these veins almost straight.

Abdomen: Variably colored, mature specimens dark brown on T1, T2 dark brown over most of apical two-thirds, basal third brownish-orange, T3 and T4 irregularly dark brown medially, brownish-orange elsewhere, T4–6 more extensively brownish-orange, centrally with dark blotching; T2–6 silvery pruinose basally, with sparse, small, dark, recumbent hairs elsewhere. Hypopygium (figs 17, 52–55) with all components of different form from those of *hemmingseni* (figs 19, 56–59), especially shape of aedeagus, synsternite, gonostylus, and mediodorsal extensions (md).

Wing length: 6.8–9.4 mm.

Female

Abdomen mostly brownish-orange, with poorly defined dark brown markings laterally on T2–6, some irregular dark blotching also present; silvery pruinescence in basal bands on most tergites, but inconspicuous. Spermathecae three, subspherical, pale brown, in segment 6.

Lampromyia hemmingseni Stuckenberg, 1971

Lampromyia hemmingseni Stuckenberg, 1971: 85–8, figs 4, 10–3; Hemmingsen & Regner Nielsen 1971: 176–7.

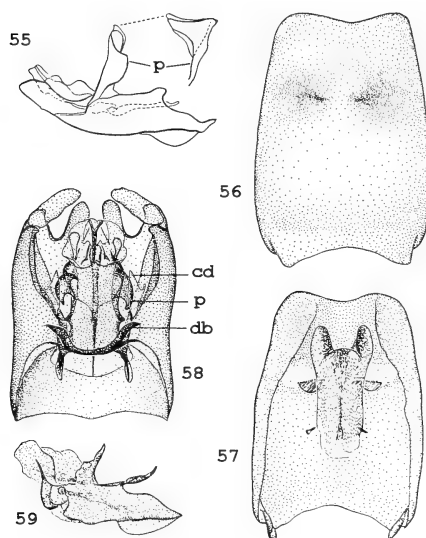
Material examined: CANARY ISLANDS: 1♂ 1♀. Espana/ Islas Canarias/ Fuerteventura/ Corralejo/ W. N. & A. C. Ellis-Adam// on *Cakile/ maritima*/ 21.11.1992 (ITZA). 1♀. Islas Canarias/ Fuerteventura/ 3–20.11.1990/ AC & WN Ellis// Corralejo/ 12–18.11.1990 (ITZA).

Male

Head: Face protruding strongly, slightly concave in profile, brownish medially, yellowish-brown laterally, pruinescence shifting from dark velvety brown to shining reddish-yellow; proboscis blackish, 2.4–2.6x mesonotal length; antenna (fig. 3) 1+2+3–7+8+9+10, yellowish-orange on scape and pedicel, brownish elsewhere; frons thickly ginger pruinose; ocellar tubercle shining blackish; occiput ginger pruinose with numerous long, pale brown hairs.

Thorax: Pronotum and mesonotum thickly orange-brown pruinose, with abundant erect brown hairs; mesonotum with two narrow, blackish-brown stripes bordering orange-brown midline stripe, dark stripes coalescent anteriorly, disappearing posteriorly so that there is a clear orange-brown prescutellar area; a fugitive lateral vitta on each side of upper mesonotal surface, most visible in postero-lateral view, running into an intensely blackish mark above postalar callus. Scutellum orange-brown laterally and around hind rim, shining dark brown centrally. Pleura dark yellowish-brown, obscurely dark brown in shining apruinose area in meso-, sterno- and hypo-pleura, elsewhere pleura thinly pale ginger pruinose. Postnotum bare, shining brownish on lower half, orange-brown with golden pruinescence on upper half. Fore coxae clear yellowish-orange, other coxae yellow-brown, with underlying strong brown tinge on outer surface; fore and middle legs yellowish-orange; hind legs darker, femur and tibia darkened apically.

Wing: Macroscopically appearing smoky brown as a result of shining microtrichia on membrane and veins, these microtrichia fugitively colored pale reddish-golden in reflected light; microscopically membrane is weakly diffused with brown along veins, leaving pale greyish hyaline areas centrally or medially in cells; an almost colorless subtriangular area in base of cell r_1 ; R_{2+3} evenly curved at base, apically with a distinct though moderate, variably



Figs 55–59: 55) *L. fortunata*; aedeagus, lateral. 56–59 *L. hemmingseni*; 56) epandrium, dorsal; 57) epandrium and proctiger, ventral; 58) synsternite and aedeagus, dorsal; 59) aedeagus, lateral. (From Stuckenberg 1976.)

developed, posterior recurvature before turning forwards to costa, sometimes R_{2+3} weakly undulant in this section; fork of R_4 and R_5 almost symmetrical about wingtip, both almost straight, cell m_3 closed at margin.

Abdomen: Not petiolate, uniformly wide over most of length, tapering moderately from segment 6 posteriorly; mostly orange-brown, T1 obscurely dark brown on anterior corners and medially on posterior margin; T2 with two dark brown anterior marks narrowly separated medially; T3–6 without markings; T1 with long, dark hairs; T2–6 each with bare transverse areas across basal third, elsewhere with conspicuous, erect dark hairs; T7, S7 and S8 thickly haired, T8 as in fig 18; hypopygium (figs 19, 56–59) distinctive (see *fortunata* above).

Wing length: 8.2–8.4 mm.

Female

Resembling ♂; this specimen darker orange-brown beneath pruinescence on head and thorax; abdomen reddish-orange, T2 with two small, narrowly separated, subquadrangular brown marks basally, as in ♂; T2–6 each with bare depressed basal section and more elevated posterior section with dark, erect hairs. Spermathecae three, subspherical, pale brown, in segment 6.

Wing length: 8.0 mm.

Acknowledgements

I am grateful to the Director of the Natal Museum, Dr Jason Londt, and to the Head of the Department of Arthropoda, Dr David Barraclough, for sustained support of my research. I am indebted to Dr Hans Ulrich of the Museum Alexander Koenig, for advice and assistance freely given regarding morphological matters and old literature. For the loan of specimens, I have pleasure in thanking Dr L. Tsacas (MNHN, Paris), Dr R. Contreras-Lichtenberg

(NHMV, Vienna), Dr P. Grootaert (IRSN, Brussels), and Dr H. de Jong (ITZA, Amsterdam). During the course of this project, I was often reminded of the collaboration enjoyed years ago with the late Dr Axel Hemmingsen, whose donations of specimens have been invaluable. Thanks are due also to Ms Shayleen James for artwork, and Mr John Timms for obtaining library materials.

Zusammenfassung

Im Rahmen einer Revision der Gattung *Lampromyia* Macquart für die paläarktische Region werden neun Arten unterschieden. Frühere Vorstellungen über die Identität der beiden europäischen Arten erweisen sich als falsch. *L. cylindrica* (Fabricius) ist eine afrikanische Art; *L. funebris* Dufour ist dazu nicht synonym, sondern eine Art der Iberischen Halbinsel und Frankreichs, die bisher als *L. cylindrica* mißverstanden wurde. *L. pallida* Macquart ist ebenfalls auf Afrika beschränkt; als *pallida* bestimmte Stücke aus Spanien werden als *Lampromyia iberica* sp.n. beschrieben. Für alle Arten werden neue Bestimmungsschlüssel und Beschreibungen gegeben; für *L. cylindrica* wird ein Neotypus festgelegt. Apomorphien, die die Monophylie der Gattung begründen können, werden erörtert. Eine phylogenetische Analyse stellt drei Artengruppen heraus: die *pilosula*-Gruppe im südlichen Afrika, die *canariensis*-Gruppe auf den Kanarischen Inseln und die *cylindrica*-Gruppe in Nordwestafrika, der Iberischen Halbinsel und Frankreich. Ein Stammbaum gibt die wahrscheinliche Phylogenese der Gattung wieder und läßt Schlüsse zur Biogeographie zu. Das Verbreitungsmuster der drei Arten der Kanarischen Inseln weicht vom gewohnten Bild ab, indem die älteste Art die jüngere westliche Inselgruppe besetzt, während die jüngeren, durch Synapomorphien verbundenen Arten über die ältere östliche Inselgruppe verteilt sind. Zwei Fälle von Vikarianz sind zu beobachten; sie können mit der Ausbreitung der Stammarten von Afrika auf die Iberische Halbinsel und nachfolgender Isolation der europäischen von der afrikanischen Population erklärt werden.

References

- Becker, Th. (1900): Die Leptiden Formen im Gebiete der Europäisch-Asiatischen und Mittelmeer-Fauna. — Ent. Nachr. 26: 97—116.
- Becker, Th. (1906—1907): Die Ergebnisse meiner dipterologischen Frühjahrsreise nach Alger und Tunis. — Z. syst. Hymenopt. Dipterol. 6: 1—16, 97—114, 145—158, 273—287, 353—367 (1906); 7: 33—61, 97—128, 225—256, 369—407, 454—455 (1907). (*Lampromyia*: 1906: 282—283.)
- Becker, Th. (1908): Dipteren der Kanarischen Inseln. — Mitt. zool. Mus. Berlin 4: 1—180, pls 1—4.
- Becker, Th. (1921—1922): Neue Dipteren meiner Sammlung. — N. Beitr. syst. Insektenk. 2: 41—48, 54—64 (1921); 69—72, 80 (1922). (*Lampromyia*: 1921: 42.)
- Buchner, P. (1940): Über den Wurmlöwen (*Vermileo vermileo*). — Natur und Volk 70: 116—131.
- Dufour, L. (1850): Description et iconographie de quelques Diptères de l'Espagne. — Ann. Soc. ent. France (2) 8: 131—155, pl. 6, fig. 14.
- Fabricius, J. C. (1794): Entomologica systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. 4: 472 pp. Copenhagen.
- Fernandez, J. M. (1952): La *Lampromyia canariensis* Macq. — Graellsia 10: 1—11.
- Frederiksen, J. & A. M. Hemmingsen (1972): Ethological and autecological studies on Canarian Vermileoninae (Diptera Brachycera, Rhagionidae = Leptidae). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 135: 37—59.
- Frey, R. (1936): Die Dipterenfauna der Kanarischen Inseln und ihre Probleme. — Comment. Biol. 6: 237 pp., 10 pls.
- Griffiths, G. C. D. (1994): Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. — Canadian Entomologist 126: 861—880.
- Hafez, M. & A. A. El-Moursy (1956a): Studies on desert insects in Egypt. I. Field and laboratory investigations on the worm-lion, *Vermileo vermileo* L. (Diptera: Rhagionidae). — Bull. Soc. ent. Égypte 40: 279—299.

- Hafez, M. & A. A. El-Moursy (1956b): Studies on desert insects in Egypt. II. On the general biology of *Vermileo vermileo* L. (Diptera: Rhagionidae). — Bull. Soc. ent. Égypte 40: 333–348.
- Hafez, M. & A. A. El-Moursy (1964): Comparative notes on the habits of the pit-building worm-lions (Diptera: Rhagionidae-Vermileoninae) and ant-lions (Neuroptera: Myrmeleonidae). — Bull. Soc. ent. Égypte 47: 125–132.
- Hemmingsen, A. M. (1963): The ant-lion-like sand trap of the larva of *Lampromyia canariensis* Macquart (Diptera, Leptidae = Rhagionidae, Vermileoninae). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 125: 237–267.
- Hemmingsen, A. M. (1968): A review of instinctive behaviour in the worm-lions *Vermileo vermileo* L. and *Lampromyia pallida* Macquart (Diptera Brachycera, Rhagionidae, Vermileoninae). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 131: 289–302.
- Hemmingsen, A. M. (1977): Ormeløvestudier. — Ent. Meddr. 45: 167–188.
- Hemmingsen, A. M. & B. Regner Nielsen (1971): Species differences in ovipository instincts within the Vermileoninae (Diptera Brachycera, Rhagionidae = Leptidae). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 134: 149–203.
- Hennig, W. (1967): Die sogenannten „niederen Brachycera“ im Baltischen Bernstein (Diptera: Fam. Xylophagidae, Xylomyidae, Rhagionidae, Tabanidae). — Stuttg. Beitr. Naturk. 174: 1–51.
- Kertész, C. (1908): Catalogus dipterorum hucusque descriptorum 3: 367 pp. — Museum Nationale Hungaricum, Budapest.
- Le Fauchaux, M. (1961): Contribution a l'étude du cycle biologique de *Vermileo* Degeeri Macquart (Diptère Rhagionide): ponte et éclosion des jeunes larves. — Bull. Soc. scient. Bretagne 36: 133–141.
- Lindner, E. (1924–1925): 20. Rhagionidae (Leptidae). — In: Lindner, E. (Ed.): Die Fliegen der paläarktischen Region 4 (I), 49 pp., 2 pls. (Vermileoninae: 1924: 6–7.)
- Ludwig, P., U. Smola & R. R. Melzer (1996): Die Mundwerkzeuge des Wurmlöwen *Vermileo vermileo* L. und ihre Funktion. — NachrBl. bayer. Ent. 45: 9–14.
- Macquart, J. (1834): Histoire naturelle des insectes. Diptères. 1: 3 + 578 + 8 pp., pls 1–12. Roret, Paris.
- Macquart, J. (1835): Histoire naturelle des insectes. Diptères. 2: 3 + 703 + 8 pp., pls 13–24. Roret, Paris.
- Macquart, J. (1839): Diptères. — In: Webb, P. B. & S. Berthelot (Eds): Histoire naturelle des Iles Canaries 2 (2) Entomologie, 97–119, pl 4.
- Macquart, J. (1840): Diptères exotiques nouveaux ou peu connus 2 (1): 135 pp., 1 folded table, 22 pls. — Also published in Mém. Soc. Sci. Agr. Arts Lille 1840: 283–413, 22 pls (1841).
- Majer, J. (1988): Family Vermileonidae. — In: Soós, A. & L. Papp (Eds): Catalogue of Palearctic Diptera 5. Athericidae-Asilidae, 34–35. Akadémiai Kiadó, Budapest, and Elsevier, Amsterdam.
- Marchal, P. (1897): Notes d'entomologie biologique sur une excursion en Algérie et en Tunisie. *Lampromyia* Miki, nova species. — Mém. Soc. zool. France 10: 5–13, figs 1–14.
- Merz, B. & J. Blasco-Zumeta (1995): The fruit flies (Diptera, Tephritidae) of the Monegros region (Zaragoza, Spain), with the record of the host plant of *Rhagoletis zernyi* Hendel, 1927. — ZAPATERI Revta. aragon. ent. 5: 127–134.
- Nagatomi, A. (1977): Classification of Lower Brachycera (Diptera). — J. nat. Hist. 11: 321–335.
- Nagatomi, A. (1996): An essay on phylogeny of the Orthorrhaphous Brachycera (Diptera). — Entomol. mon. Mag. 132: 95–148.
- Osten Sacken, C. R. (1883): Synonymica concerning exotic dipterology. No.II. — Berl. ent. Zeit. 27: 295–298.
- Séguy, E. (1926): Diptères (Brachycères) (Stratiomyiidae, Erinidae, Coenomyiidae, Rhagionidae, Tabanidae, Oncodidae, Nemestrinidae, Mydidae, Bombyliidae, Therevidae, Omphralidae). — Faune de France 13: 3 + 308 pp. (Vermileoninae: 92–95.)
- Séguy, E. (1928): Diptères nouveaux de l'Afrique mineure. — Bull. Soc. ent. France 1928: 45–46.

- Séguy, E. (1930): Contribution a l'étude des diptères du Maroc. — Mém. Soc. Sci. nat. Maroc 24: 1–206.
- Séguy, E. (1934): Diptères d'Espagne. Étude systématique basée principalement sur les collections formées par le R. P. Longin Navas, S. J. — Mém. Acad. Cienc. Zaragoza 3: 1–54.
- Soós, A. & L. Papp (1988): Explication to distribution. — In: Soós, A. & L. Papp (Eds): Catalogue of Palaearctic Diptera 5. Athericidae-Asilidae, 6–8. Akadémiai Kiadó, Budapest, and Elsevier, Amsterdam.
- Stuckenberg, B. R. (1960): Diptera (Brachycera) Rhagionidae. — In: Hanström, B., P. Brinck & G. Rudebeck (Eds), South African Animal Life 7: 216–308.
- Stuckenberg, B. R. (1971): A taxonomic study on the species of *Lampromyia* Macq. in the Canary Islands (Diptera: Rhagionidae). — Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 134: 77–88.
- Stuckenberg, B. R. (1995a): *Vermilynx*, a new genus for the wormlion fly *Lampromyia vansonii* Stuckenberg of the Richtersveld, southern Africa (Diptera: Vermileonidae). — African Entomology 3: 29–34.
- Stuckenberg, B. R. (1995b): A taxonomic revision of *Vermipardus* Stuckenberg, 1960, with descriptions of new species and notes on the biology and biogeography of the genus (Diptera: Vermileonidae). — Ann. Natal Mus. 36: 215–253.
- Stuckenberg, B. R. (1996a): A new species of the wormlion genus *Vermilynx* Stuckenberg (Diptera: Vermileonidae) from Namaqualand, South Africa. — African Entomology 4: 197–202.
- Stuckenberg, B. R. (1996b): A revised generic classification of the wormlion flies of Southern Africa previously placed in *Lampromyia* Macquart, with reinstatement of *Leptynoma* Westwood 1876, and descriptions of a new subgenus and two new species (Diptera: Vermileonidae). — Ann. Natal Mus. 37: 239–266.
- Szilády, Z. (1934): Die Palaearktischen Rhagioniden. — Ann. hist.-nat. Mus. nat. hung. 38: 229–270.
- Wheeler, W. M. (1930): Demons of the dust. — xviii + 378 pp. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co., Ltd., London.
- Woodley, N. E. (1989): Phylogeny and classification of the "Orthorrhaphous" Brachycera [Chapter 115]. — In: McAlpine, J. F. et al. (Eds), Manual of Nearctic Diptera 3: 1371–1395. Agriculture Canada Monograph 32.
- Yang, C. (1979): A new genus and species of wormlion from China (Diptera Rhagionidae). — Entomotaxonomia 1: 83–89.
- Yang, C. & H. Chen (1986): A new species of the genus *Vermiophis* from the Wudang Mountains, China (Diptera: Vermileonidae). — J. Huazhong agric. Univ. 5: 321–325.
- Yang, C. & H. Chen (1987): Diptera Vermileonidae. — Agricultural insects, spiders, plant diseases and weeds of Xizang 1: 157–160.
- Yang, C. & H. Chen (1993): Notes on Vermileonidae and four new species of *Vermiophis* (Diptera: Brachycera) from China. — Entomotaxonomia 15: 127–135.
- Zimsen, E. (1964): The type material of I. C. Fabricius. — 656 pp. Munksgaard, Copenhagen.

Dr. Brian R. Stuckenberg, Department of Arthropoda, Natal Museum, Private Bag 9070, Pietermaritzburg 3200, South Africa.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 97—110	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	-----------	----------------

Five new species of *Leptus* Latreille, 1796 (Acari: Prostigmata, Erythraeidae) from Asia and Africa

Ryszard Haitlinger

Abstract. Five new species of *Leptus* are described: *L. auliacus* from undetermined Tenebrionidae (Coleoptera), Kazakhstan, *L. admeti* from *Airathous ferialis* (Homoptera, Fulgoridae), Sumatra, *L. alkmenae* from *Cassida syrtica* (Coleoptera: Chrysomelidae), India, *L. batoricus* from *Pimelia cephalotes* (Tenebrionidae), Mongolia and *L. hammameticus* from undetermined Tenebrionidae, Tunisia. New hosts and localities are given for *L. meloidarum*, *L. mariae* and *L. anomalus*. A key for larvae of the group species having over four intercoxalae is provided.

Key words. Acari, Erythraeidae, *Leptus*, Kazakhstan, India, Sumatra, Mongolia, Tunisia, Kirghizstan, Italy.

Introduction

The genus *Leptus* Latreille, 1796 has a cosmopolitan distribution. In Asia this genus is represented by 19 species described from larval stage. In this paper further four new species from Kazakhstan, Sumatra (Indonesia), India and Mongolia are described. Until now from Southeast Asia 8 species were known based on larvae: *L. gagrellae* (Oud.), *L. terebrans* Vitz., *L. managarus* Haitlinger from Java and Sumatra, *L. tetrigius* South. from Sri Lanka (Ceylon), *L. phuketicus* South. from Thailand, *L. calidus* Shiba, *L. cameronensis* Shiba, and *L. hozumii* Shiba from Malaysia; from Central Asia and West Asia three species were known: *L. guus* Haitlinger from Turkmenia, *L. horiacus* Haitlinger and *L. tammuzi* Haitlinger from Syria, Israel and Saudi Arabia (Oudemans 1912, Vitzthum 1926, Ishii 1933, Kato & Kitahara 1958, Kawashima 1958, Shiba 1976, Southcott 1988, 1994, Haitlinger 1990b, 1994). The new species are associated with Chrysomelidae and Tenebrionidae (Coleoptera) and Fulgoridae (Homoptera).

In Africa the genus *Leptus* is represented hitherto by 25 species; among them only one species *L. mogadoranus* Haitlinger is known from North Africa (Oudemans 1912, Haitlinger 1987b, 1990a, c, 1993). Here I describe a second species, *L. hammameticus* n. sp., from Tunisia, associated with various Tenebrionidae.

In addition, *L. meloidarum* Beron has been found in Kirghizstan and Italy. This species was known hitherto only from Bulgaria (Beron 1975). Also new hosts and localities are given for *L. anomalus* South. in Australia and *L. mariae* Haitlinger in Italy.

Material and methods

The examined specimens of *Leptus auliacus* n. sp., *L. alkmenae* n. sp., *L. admeti* n. sp. and *L. batoricus* n. sp. were obtained from the collection of Chrysomelidae, Tenebrionidae (Coleoptera) and Fulgoridae (Homoptera) in the Museum of Natural History, Wrocław University (MNHU). The specimens of *L. hammameticus* n. sp., *L. meloidarum* and

L. mariae from Italy were obtained by the author from plants and various undetermined insects, mainly belonging to Tenebrionidae and Orthoptera and also from Opiliones. Voucher specimens of the new species are deposited in MNHWU.

Measurements are expressed in micrometers (μm). For the terminology of setae and other morphological characters used, see Southcott (1992).

Descriptions

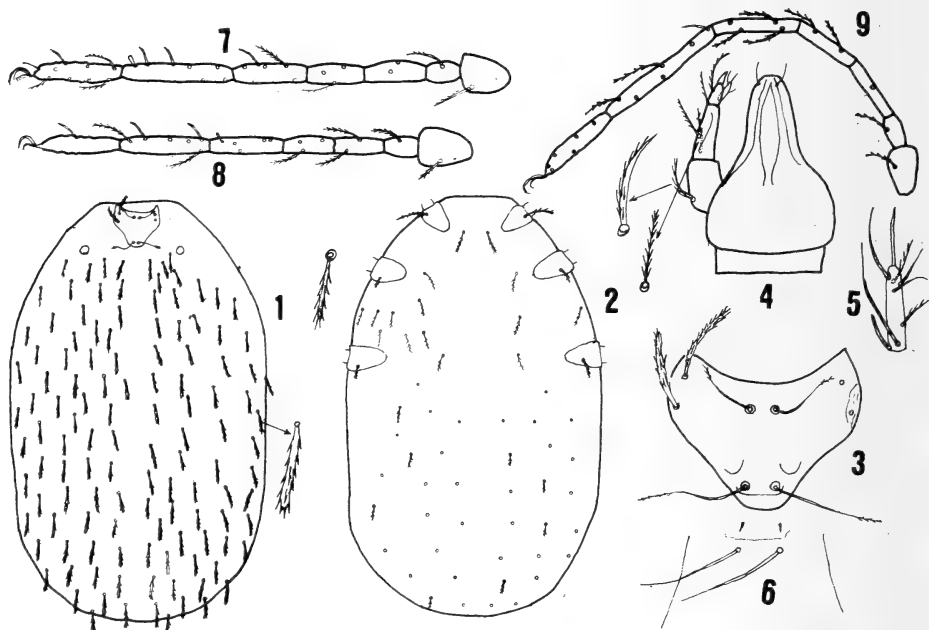
Leptus auliacus, new species

Diagnosis: Two palpgenualae, ~ 10 intercoxalae. Scutum wider than long, $\text{AW} > 110$, $\text{PW} > 120$ nm. AL somewhat longer than PL, $\text{AL} > 50 \mu\text{m}$, $\text{Ti I} < 200$, $\text{Ta I} < 170$. Dorsal idiosomalae 32–42 long. GL (length of gnathosoma) > 280 ; $\text{AW/ISD} > 2.00$.

Description: Dorsal scutum with anterior border deeply convave, posterolateral borders moderately concave. Anterolateral angles acute. Scutalae AL somewhat longer than scutalae PL, all with many setules. Anterior sensillae sockets somewhat above level of posterolateral scutalae bases. Sensillary setae filiform, with setules on distal half (Fig. 3). Diameter of eye lens 18–20. Dorsum of idiosoma with ~ 120 setae rather short, similar to scutalae (Fig. 1).

Ventral: surface of idiosoma with sternalae I somewhat longer than sternalae II, all pointed, with long setules. Ten intercoxalae similar to sternalae placed between coxae I–II. Coxalae I about twice longer than coxalae II; coxalae III only somewhat longer than the last setae (Fig. 2).

Leg lengths (with coxae, without claws): I 794 (holotype), 806 (paratype); II 712, 682; III 888, 844. Leg specialised setae as follows: SoGe I 57d (32 long), SoTi I 61d (30), SoTi I 80d (26), SoTi II 9d (28), SoTi II 80d (–), SoTi III 4d (30) (Figs 7–9).



Figs 1–9: *Leptus auliacus* n. sp.; 1 — idiosoma, dorsal view; 2 — idiosoma, ventral view; 3 — scutum; 4 — gnathosoma, dorsal view; 5 — palptarsus; 6 — hypostomalae; 7 — leg I, tarsus-coxa; 8 — leg II, tarsus-coxa; 9 — leg III, tarsus-coxa.

Gnathosoma (GL — measured between basis capituli and tip of hypostomal lip) long with long nude hypostomatae (pHy) and very short anterior hypostomatae (aHy) (Fig. 6). Palpfemorala equal in length with dorsal palpgenuala; ventral palpgenuala is somewhat shorter (Fig. 4). Palptarsus with 8 setae; among them two setae barbed (Fig. 5). Palpal setal formula: 0,1,2,3,8.

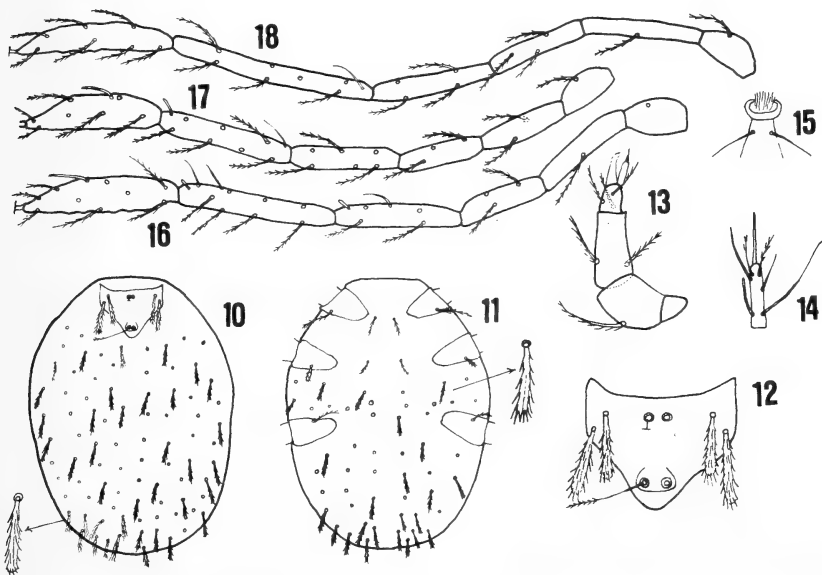
Metric data are given in Table 1.

Type material: Holotype larva: Dzambul (Aulia Ata), Kazakhstan, from undetermined Tenebrionidae (Coleoptera); one paratype, data the same as in holotype (MNHU).

Remarks: *L. auliacus* n. sp. is similar to *L. guus* known from Turkmenia (Haitlinger 1990b), *L. josifovi* Beron known from Bulgaria (Beron 1975), *L. sudanensis* (Oud.) known from Sudan (Oudemans 1912), *L. mogadoranus* and *L. akkus* Haitlinger known from Morocco and Spain, *L. horiacus* from Syria and *L. tammuzi* from Syria, Israel and Saudi Arabia (Haitlinger 1990b, 1994). From *L. guus* it can be separated by ratio L/W (0.82–0.86 to 0.66–0.70), AW/ISD (2.11–2.23 to 2.32–2.64), shorter GL (230–234 to 244–288), Ta III (158–164 to 190) and Ti III (212–234 to 324); from *L. josifovi* it differs especially by shape of scutum, longer AW (116–118 to 85), PW (126–128 to 97), AW/ISD (2.11–2.23 to 1.54) and Ti III/AW (1.80–2.01 to 2.40); from *L. sudanensis* by L/W and distinctly longer legs I–III; from *L. mogadoranus* by AW/ISD (2.11–2.23 to 2.42–2.68), longer Ti III (212–234 to 156) and Ti III/AW (1.80–2.01 to 1.32); from *L. akkus* it can be distinguished basing on shorter Ta III (158–164 to 206), Ti III/AW (1.80–2.01 to 3.55); from *L. horiacus* and *L. tammuzi* it differs in longer AW (116–128 to 72–80 and 92–100, respectively), Ti III (212–234 to 184 and 170–204), Pgl (length of palpgenu) (72–74 to 54–62 and 64–68).

Leptus batoricus, new species

Diagnosis: Two palpgenuale, ~18 intercoxale, AL < PL, AL, PL < 60, Ta I and Ti I < 130, GL < 180, AW/ISD < 1.80, AW < 90, PW < 115.



Figs 10–18: *Leptus batoricus* n. sp.; 10 — idiosoma, dorsal view; 11 — idiosoma, ventral view; 12 — scutum; 13 — palp, dorsal view; 14 — palptarsus; 15 — hypostomatae; 16 — leg I, tarsus-trochanter; 17 — leg II, tarsus-trochanter; 18 — leg III, tarsus-trochanter.

Table 1: Metric data for *Leptus auliacus* n. sp. — I; *L. batoricus* n. sp. — 2; *L. hammameticus* n. sp. — 3; *L. alkmenae* n. sp. — 4; *L. admeti* n. sp. — 5; H — holotype, P — paratype.

	I H	I P	2 H	3 H	3 P	4 H	5 H
Length of idiosoma	864	456	368	520	752—1416	576	408
Width of idiosoma	520	280	272	376	416—1008	400	296
L	~108	~116	~80	122	96—124	~130	110
W	132	134	~104	122	120—144	122	146
AW	116	118	82	100	100—106	92	106
PW	128	126	90	112	112—120	104	130
SBa	18	16	12	16	14—16	14	14
SBp	18	16	12	16	14—16	14	14
AL	58	56	46	82	76—80	70	72
PL	46	50	50	62	60—66	—	84
AP	20	20	12	10	10	18	22
ISD	52	56	50	44	40—44	78	72
ASE	~50	—	—	—	—	—	—
PSE	84	—	56	—	—	—	—
DS	32—42	36—40	24—34	40—46	34—50	56—72	52—62
GL	230	234	160	300	278—280	206	264
Pgl	74	72	50	86	84—86	76	72
PaScFed	~60	~62	54	94	84—92	68	~80
PaScGed	60	64	50	78	76—84	62	68
PaScGev	52	54	38	76	60—78	—	—
Coxalae I	60	70	56	84	70—80	90	92
Coxalae II	32	30	—	36	30—80	32	36
Coxalae III	38	—	26	34	30—40	52	52
pHy	~64	~64	32	50	44	?36	60
St I	50	50	34	54	52	42	48
St II	40	—	32	48	48—50	—	44
Ta I	154	164	110	180	184—190	160	184
Ti I	184	174	114	260	254—290	210	254
Ge I	134	136	94	180	184—192	148	172

Table 1 (continued)

	1 H	1 P	2 H	3 H	3 P	4 H	5 H
Tf I	96	102	62	130	134-150	114	124
Bf I	108	102	72	148	140-152	106	130
Tr I	46	52	46	60	60	60	54
Cx I	~66	~76	~54	74	76-84	~70	72
Ta II	130	126	92	152	146-154	144	162
Ti II	156	142	100	210	210-232	200	232
Ge II	116	114	80	142	140-148	132	152
Tf II	84	82	62	110	108-114	106	120
Bf II	90	88	70	112	124-134	100	116
Tr II	52	50	44	60	50-54	64	56
Cx II	~84	~82	60	86	82-90	82	~64
Ta III	164	158	116	184	184-192	—	172
Ti III	234	212	150	312	300-336	—	310
Ge III	138	126	90	164	166-180	148	166
Tf III	110	106	76	140	148-154	126	146
Bf III	112	106	80	142	144-156	126	144
Tr III	50	54	42	62	56-58	64	60
Cx III	~80	~82	58	82	76-90	~84	92
Ti I / Ge I	1.37	1.28	1.21	1.44	1.38-1.51	1.42	1.48
Ti II / Ge II	1.34	1.24	1.25	1.48	1.50-1.57	1.51	1.53
Ti III / Ge III	1.69	1.68	1.67	1.90	1.81-1.87	—	1.87
AW / ISD	2.23	2.11	1.64	2.27	2.41-2.50	1.18	1.47
AW / AP	5.80	5.90	6.83	10.00	10.00-10.60	5.11	4.82
Ti I / AW	1.59	1.47	1.39	2.60	2.40-2.90	2.28	2.40
Ti III / AW	2.02	1.80	1.45	3.12	2.83-3.36	—	2.92
AW / AL	2.00	2.11	1.78	1.22	1.31-1.32	1.31	1.47
L / W	0.82	0.86	0.77	1.00	0.80-0.86	1.06	0.75
PW / AW	1.10	1.07	1.10	1.12	1.12-1.13	1.13	1.23
Ti III / Zi I	1.27	1.22	1.31	1.20	1.16-1.18	—	1.22
ISD / AP	2.60	2.80	4.17	4.40	4.00-4.40	4.33	3.27
Ti II / PW	1.22	1.13	1.11	1.87	1.75-2.05	1.92	1.78

Description: Dorsal scutum with anterior margin slightly concave, posterolateral margins concave. AL < PL. ASE damaged, PSE with setules on distal part. Distinctly cuticular lines bounding bases of PSE and extending behind these bases (Fig. 12). Bases of AL far from anterior angle of scutum. Number of dorsal setae (barely visible) about 86; these setae slightly enlarged, barbed (Fig. 10).

Ventral surface of idiosoma with two pairs of sternalae I–II. Between coxae II–III about 18 setae. Beyond coxae III (badly visible) about 32 setae as in Fig. 11. Coxalae I distinctly longer than the remaining ones.

Leg lengths: I—552, II—508, III—612. Specialised setae as follows: SoTaI 56d (22), SoTi I 61d (22), SoTi I 81d (22), VsTi I 89d (6), SoGe I 57d (26), SoTa II 46d (22), SoTi II 4d (22), SoTi II 82d (12), SoTi III 4d (20) (Figs 16–18).

Gnathosoma rather short, pHy nude. Palp with short palpgenu, palpfemorala and dorsal palpgenuala barbed; ventral palpgenuala branched, shorter than dorsal. Palptibia with three barbed setae (Fig. 13). Palptarsus has 7 setae; of them two setae barbed (Fig. 14).

Metric data are given in Table 1.

Type material: Holotype larva: Mongolia, unknown locality, from *Pimelia cephalotes* Pall. (Tenebrionidae); MNHWU.

Remarks: *L. batoricus* n. sp. is most similar to *L. horiacus*. It can be separated by longer ISD (50 to 38–40), shorter Ti I (114 to 142), Ti III (150 to 184), ratio AW/ISD (1.64 to 1.85–1.89), GL/Pgl (3.20 to 2.71–2.93), Ti I/AW (1.39 to 1.92). Moreover, it differs from *L. tammuzi*, *L. hammameticus* n. sp., *L. mirenae* Haitlinger, *L. mogadoranus* by distinctly shorter Ti III.

Leptus hammameticus, new species

Diagnosis: Two palpgenuala, ~16 intercoxalae, AL > PL, AL 70–90, PL 55–70, Ta III > 290, GL > 270, AW/ISD > 2.20, AW < 120, PW < 130.

Description: Scutum with anterior border deeply concave, posterolateral borders distinctly concave. Posterior border slightly concave. Whole area of scutum papillose. AL > PL; sensillae with setules on distal part. Bases of sensillae bounded by cuticular lines. Bases of AL far from anterior angle of scutum; bases of ASE placed on the same level as bases of AL (Fig. 21). In two paratypes both scutula AL are dual and bear the same base (Fig. 29). Dorsal setae numerous, about 190 in holotype; these setae barbed with acute setules (Fig. 19).

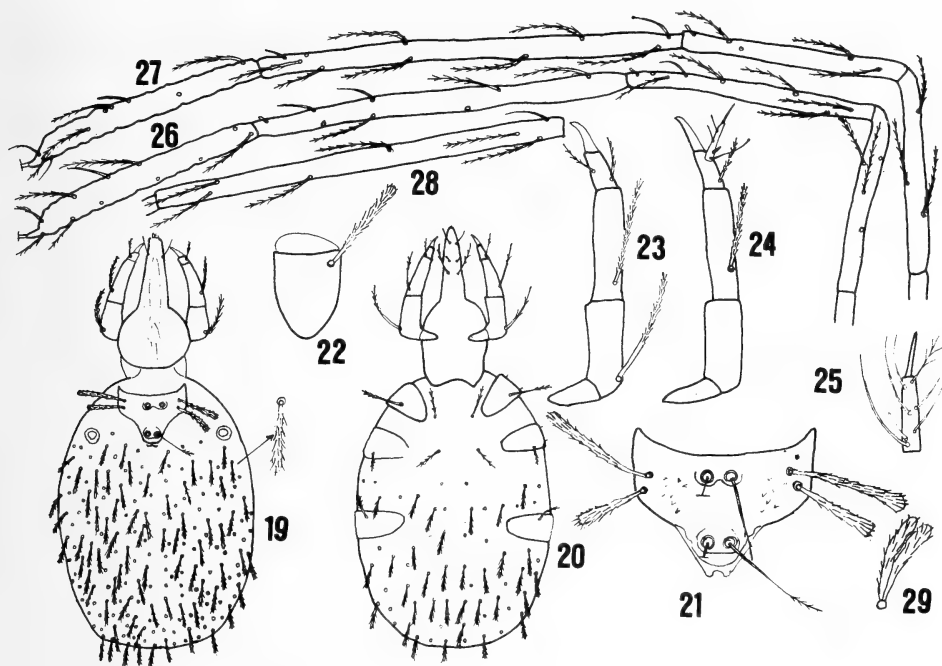
Ventral surface of idiosoma with two pairs of sternalae I, II almost equal in length. Between coxae II–III about 44 barbed setae. Coxalae I distinctly longer than the other ones; in holotype more than twice longer than coxalae II–III (Fig. 20).

Leg lengths: I—1032 (H) in holotype, 1040, 1110 in paratypes (P), II—872 (H), 868, 918 (P), III—1089 (H), 1090, 1150 (P). Leg with specialised setae as follows: SoTa I 63d (32), SoTi I 67d (32), SoTi I 83d (22), VsTi I 91d (8), SoGe I 62d (28), VsGe I 90d (8), SoTa II 76d (26), SoTi II 4d (32), SoTi II 90d (12), VsGe II 87d (8), SoTi III 5d (40) (Figs 26–28).

Gnathosoma very long, bears barbed hypostomalae (pHy). Palp with relatively long palpgenu (Pgl); palpfemorala barbed, longer than dorsal and ventral palpgenuala. Palptibia has three barbed setae (Figs 23–24). Palptarsus with 8 setae; of them only one seta branched (Fig. 25).

Type material: Holotype larva: Bir Boa n. Hammamet, North Tunisia, 14 September 1994, from undetermined Tenebrionidae; leg. R. Haitlinger; MNHWU. Paratypes: 1 l, 14 September 1994, Bir Boa n. Hammamet; 4 l, El Margaza n. Hammamet, 13 September 1994; 3 l, Tamerza (Sahara), 17 September 1994; all from undetermined Tenebrionidae; leg. R. Haitlinger. All paratypes in author's collection. Three specimens were placed on femur and two specimens on tibia of posterior legs of hosts.

Remarks: *L. hammameticus* is similar to the group species living in Mediterranean Region and bearing more than four intercoxalae such as: *L. akkus*, *L. mirenae* both from Spain, *L. mogadoranus* from Morocco, *L. dubius* Paoli from Italy, *L. horiacus* from Syria, *L. tammuzi* from Syria, Israel and Saudi Arabia and *L. pyrenaicus* Andre from Pyrenees. It is similar



Figs 19–29: *Leptus hammameticus* n. sp.; 19 — idiosoma, dorsal view; 20 — idiosoma, ventral view; 21 — scutum; 22 — coxa I; 23 — palp, dorsal view; 24 — palp, ventral view; 25 — palptarsus; 26 — leg I, tarsus-telofemur; 27 — leg II, tarsus-telofemur; 28 — leg III, tibia; 29 — AL, anomaly (paratype).

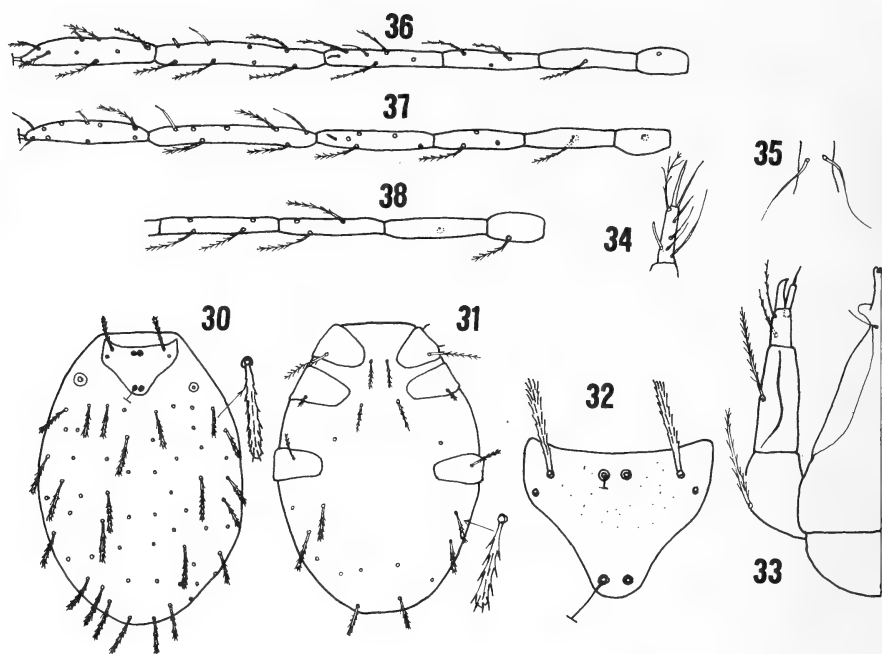
also to *L. josifovi* from Bulgaria (Paoli 1937, Andre 1953, Beron 1975, Haitlinger 1990a, 1994a, b). It is most similar to *L. akkus* but can be distinguished by longer AL (76–82 to 66–72), ratio AL/PL (1.21–1.32 to 1.03), AW/ISD (2.27–2.50 to 2.04–2.11), GL/Pgl (3.23–3.49 to 2.71–2.78) and shorter Ti III (300–336 to 362) and first of all by number of dorsal setae ((~190 to ~102). From *L. mogadoranus*, *L. horiacus*, *L. tammuzi* and *L. mirenae* it differs by number of dorsal setae; in all these species number of dorsal setae is below 140. From all these species it differs also by longer AL (>74 to <74).

Leptus alkmenae, new species

Diagnosis: One palpgenuala, AL > 60, anterior sockets in the same level as bases of AL. Ta I > 140 nm, Ti I > 190 nm long. Scutum longer than wide, AW/ISD > 1.05.

Description: Dorsal scutum without special markings. Anterior margin and posterolateral margins slightly concave. Anterior sensilla sockets are on the same level as AL scutula bases. Scutalae (AL) strong, blunted with distinct setules. PL and sensillae damaged (Fig. 32). Diameter of eye lens very small — 10 μ m. Dorsum with ~60 setae, blunted terminally with acute setules (Fig. 30).

Ventral surface of idiosoma with sternalae I and II bearing setules, subequal in length. Intercoxalae 4 (barely visible — in this place is a dark spot). Beyond coxae III probably about 20 setae (invisible in central part of idiosoma — covered by a dark spot) (Fig. 31).



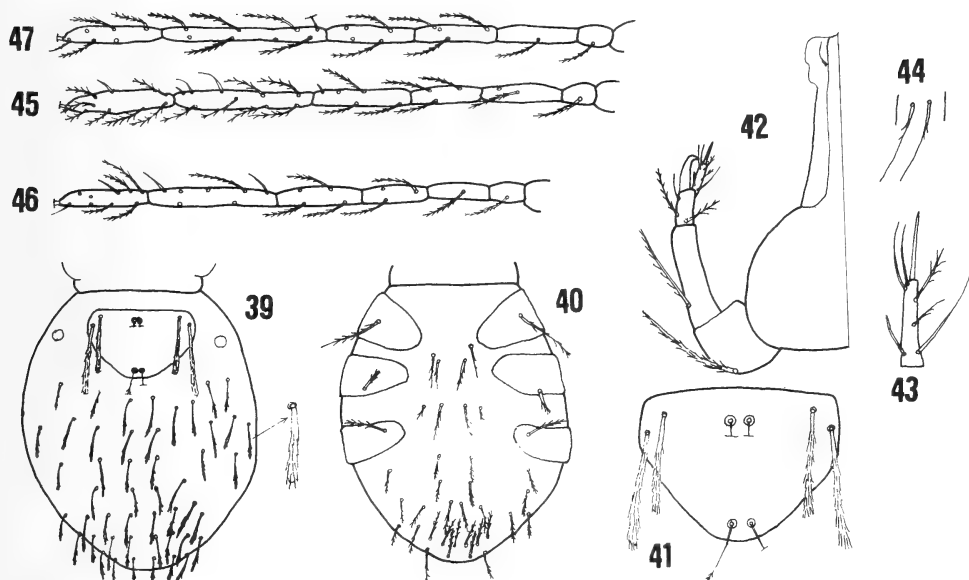
Figs 30—38: *Leptus alkmenae* n. sp.; 30 — idiosoma, dorsal view; 31 — idiosoma, ventral view (central part invisible — is covered by dark spot); 32 — scutum; 33 — fragment of gnathosoma, dorsal view; 34 — palptarsus; 35 — hypostomalae; 36 — leg I, tarsus-trochanter; 37 — leg II, tarsus-trochanter; 38 — leg III, genu-trochanter.

Leg lengths: I—868, II—828, III—damaged. Leg specialised setae as follows: SoTa I (damaged) 68d, SoTi I 88d (24), VsTi I 88d (8), SoGe I 67d, VsGe I 88d (8), SoTa II 68d (—), SoTi II 8d (14), SoTi II 88d (22), VsGe II 91d (6) (Figs 36—38). Coxalae I over twice longer than coxalae II and distinctly longer than coxalae III (Fig. 31). Gnathosoma rather long, bears short and nude hypostomalae (Fig. 35). Palpfemur with one barbed seta, palpgenu rather long, bears crista and barbed seta almost equal in length with palpfemorala; palptibia with two barbed setae and one damaged seta (Fig. 33). Palptarsus with 7 setae; among them two barbed (Fig. 34).

Metric data are given in Table 1.

Type material: Holotype larva: Uttar Pradesh, India, May 1981, from *Cassida syrtica* Boh. (Coleoptera: Chrysomelidae); MNHWU.

Remarks: *Leptus alkmenae* n. sp. belongs to the species group with one palpgenuala and with no more than four intercoxalae. Among them it is especially similar to *L. hidakai* Kaw., *L. japonicus* Kaw. from Japan, *L. alvimordax* South., *L. alopecurus* South. from Australia, *L. tetrigius* from Sri Lanka, *L. aldonae* Haitlinger from Madagascar and *L. cavernicola* Fain & Elsen from Rwanda. It can be separated from Japanese species by posterior margin of scutum without concave, from *L. hidakai* by the lack of thin anterior margin of scutum and from *L. japonicus* by nude hypostomalae; from both Australian species and *L. tetrigius* it differs by longer ISD and ratio AW/ISD (below 1.30); from two African species it can be distinguished basing on longer AW, PW, ISD, AL, Ta I—III and Ti I—III.



Figs 39–47: *Leptus admeti* n. sp.; 39 — idiosoma, dorsal view; 40 — idiosoma, ventral view; 41 — scutum; 42 — fragment of gnathosoma, dorsal view; 43 — palptarsus; 44 — hypostomale; 45 — leg I, tarsus-trochanter; 46 — leg II, tarsus-trochanter; 47 — leg III, tarsus-trochanter.

Leptus admeti, new species

Diagnosis: One palpgenuala, four intercoxalae, $AL > 60$, $PL > 70$, $Ta\ I > 160$, $Ti\ I > 220$, scutum wider than long, $GL > 240$, $AW/ISD > 1.30$.

Description: Dorsal scutum wider than long with straight anterior margin and convex posterolateral margins. Anterior sensillae near level of bases of AL. Scutalae long, with acute outstanding setules (Fig. 41).

Diameter of eye lens 20. Dorsal setae ~ 50 in number; proximal part of setae without setules (Fig. 39).

Ventral surface of idiosoma with sternalae I–II subequal in length bearing moderately outstanding setules. Four intercoxalae present, laterals — $24\ \mu\text{m}$ over twice shorter than medials — $58\ \text{nm}$ (Fig. 40). Behind coxae III about 26 setae.

Leg lengths: I—990, II—902; III—1090. Specialised setae as follows: SoTa I 63d (38), SoTi I 68d (54), SoTi I 86d (34), VsTi I 94d (8), VsGe I 94d (8), SoTa II 51d (22), SoTi II 4d (44), SoTi II 86d, SoTi III 3d (Figs 45–47). Coxalae I distinctly longer than coxalae III and over twice longer than coxalae II.

Gnathosoma long, with long and slightly barbed hypostomale (Fig. 44). Palpfemorala longer than genuala; two palptibialae barbed, third seta nude (Fig. 42). Palptarsus with 7 setae: among them two barbed (Fig. 43).

Metric data as in Table 1.

Type material: Holotype larva: Soekaranda, Sumatra, Indonesia, from *Airathus ferialis* S. (Homoptera: Fulgoridae); MNHWU.

Remarks: *L. admeti* n. sp. is similar to *L. gagrellae*, *L. calidus*, *L. cerambycis* South. and *L. managarus*. It can be distinguished from these species basing on ratio L/W (0.75 to 1.36 in *L. gagrellae*, 1.03 in *L. calidus*, 0.91 in *L. cerambycis* and 0.93 in *L. managarus*); moreover it differs from *L. calidus* in shorter Ti I (254 to 386) and Ta I (184 to 224); from *L. managarus* in longer AW (106 to 88), PW (130 to 102), GL (264 to 170), Ta I (184 to 150) and W (146 to 112); from *L. cerambycis* in longer AW (106 to 80), Ta I (184 to 155) and Ti I (254 to 178).

Leptus meloidarum Beron, 1975

Species known only from Bulgaria (Beron 1975). It was obtained from undetermined Meloidae (Coleoptera). I have the following specimens: one specimen from Kirghizstan obtained from *Cicindela granulata* Gebl. (Coleoptera: Cicindellidae); to date on Cicindellidae only two species of *Leptus* were found: *L. olafi* Haitlinger from Colombia and *L. bogghoranus* Haitlinger from New Guinea (Haitlinger 1990b, 1991a). Moreover, many (36) specimens were obtained by me in Italy (Fiuggi) on 16 September 1992; they were obtained from various Tenebrionidae (Coleoptera), Orthoptera and Opiliones. Beron and later Southcott (1992) gave measurements mainly for the holotype. In Table 2 measurements for specimens from Kirghizstan and Italy are given. Based on known specimens the admission of *L. meloidarum* as a species with a slight specificity to arthropods is possible.

Table 2: Metric data for *Leptus meloidarum* Beron from Kirghizstan (K) and Italy (I).

	K	I		K	I
Length of idiosoma	400	528–1040	Bf I	—	84–96
Width of idiosoma	264	352–760	Tr I	46	50–58
L	~112	108–122	Cx I	—	74–86
W	138	126–148	Ta II	102	104–120
AW	104	100–110	Ti II	124	122–134
PW	130	114–130	Ge II	96	90–100
SBa	14	12–14	Tf II	68	64–74
SBp	16	14–18	Bf II	68	70–84
AL	—	66–70	Tr II	46	50–58
PL	72	64–74	Cx II	~80	82–90
AP	20	16–24	Ta III	—	116–134
ISD	68	64–72	Ti III	—	174–192
DS	38–50	36–60	Ge III	—	100–114
GL	230	216–248	Tf III	—	80–90
Pgl	80	70–80	Bf III	—	88–100
PaSc Fed	80	70–80	Tr III	—	50–60
Pa Sc Ged	62	60–68	Cx III	—	76–84
Coxala I	70	70–80	AW / ISD	1.53	1.47–1.56
Coxala II	—	28–32	Til III / AW	—	1.64–1.86
Coxala III	—	44–50	AW / AP	5.20	4.33–6.66
pHy	—	44–50	Ti III / Ti I	—	1.19–1.27
St I	40	38–44	Ti III / Ti I	—	1.19–1.27
St II	36	40–44	Ti I / AW	—	1.36–1.52
Ta I	—	122–134	AL / PL	1.25	0.89–1.06
Ti I	—	146–158	PW / AW	—	1.14–1.23
Ge I	—	104–116	AW / AL	—	1.43–1.61
Tf I	—	72–80	L / W	—	0.73–1.08

***Leptus mariae* Haitlinger, 1987**

Species known hitherto from Poland, Holland and Slovenia (Haitlinger 1987, 1991b, 1992, Southcott 1992). Two further specimens were collected in Italy: 1 ♀, 12 September 1992 in San Godenzo n. Florence and 1 ♂, 13 September 1992 in Anacapri (Capri); both from undetermined Tenebrionidae; leg. R. Haitlinger. Beetles belonging to Tenebrionidae are new hosts for *L. mariae*. In Poland and other countries larvae of this species were obtained from May to July. Larvae from Italy obtained in September and recently in Poland in August (own information) showed that this species has a long time of reproduction.

***Leptus anomalus* Southcott, 1946**

This species was found in South Australia but its host is unknown hitherto (Southcott 1991). One specimen was collected 12 October 1972, 21 S.W. of Barrow Creek, Australia, from *Colibe bicarinatus* (Ch.) (Tenebrionidae, Coleoptera). It is a new host for *L. anomalus*.

Remarks

Haitlinger (1994a) found that *Leptus* larvae having more than four intercoxalae are mainly associated with Tenebrionidae. This feature is well distinguishing this species group from other *Leptus*. Among 16 then known species 10 are associated with this family. Recently, including the new species described herein, six further species bearing more than four intercoxalae were found; four of them are associated with Tenebrionidae. Therefore, among 20 species with this feature, 13 species are associated with Tenebrionidae: *L. akkus*, Spain, *L. mogadoranus*, Morocco, *L. bertoldi* Haitlinger, Ghana, *L. pasopaicus* Haitlinger, Namibia, *L. ogazulacus* Haitlinger, Malawi, *L. hammameticus* n. sp., Tunisia, *L. sudanensis*, Sudan, *L. guus*, Turkmenia, *L. horiacus*, Syria, *L. tammuzi*, Syria, Israel, Saudi Arabia, *L. batoricus* n. sp., Mongolia, *L. auliacus* n. sp., Kazakhstan, *L. ursyni* Haitlinger, Chile.

The host associations of the remaining seven species are probably as follows: *L. comosus* South./Muscidae, Australia; *L. mirenae*/Buprestidae, Spain; *L. pyrenaicus*/Scorpionidae, Pyrenees; *L. josifovi*/Heteroptera, Bulgaria; *L. slivovi* Beron/Lepidoptera, Europe; *L. charanyca* Fain/Lepidoptera, Belgium; *L. dubius*/Orthoptera, Diptera, Italy. Except for *L. dubius* which probably has no specific host, *L. slivovi* and *L. charanyca* are associated with Lepidoptera. For the remaining species the host associations are unknown.

Leptus species associated with Tenebrionidae occur in dry areas, including desert areas (like *L. hammameticus* in the Sahara). They are cosmopolitan and found worldwide but not in the Nearctic Region.

Below a key is given for the species group of *Leptus* having more than four intercoxalae.

1. One palpgenuala present 2.
- Two palpgenuala present 4.
2. AW > 120, PW > 130, Ti I > 150 *L. ursyni* Haitlinger, Chile
- AW < 100, PW < 120, Ti I < 150 or > 180 3.
3. Ta III < 120, Ti III < 180 *L. charanyca* Fain, Belgium
- Ta III > 130, Ti III > 200 *L. slivovi* Beron, Bulgaria
4. AL and PL < 30 *L. pyreneus* Andre, Pyrenees
- AL and PL > 30 5.

5. Solenidia on Tf I—III present *L. comosus* Southcott, Australia
— Solenidia on Tf I—III absent 6.
6. Ta III < 100, Ti III < 130 *L. heleus* Southcott, Australia
— Ta III > 100, Ti III > 130 7.
7. Ti III > 300 8.
— Ti III < 300 11.
8. AW < 95, PW < 105 *L. bertoldi* Haitlinger, Ghana
— AW > 98, PW > 110 9.
9. Ti II/AW < 1.80, AW > 130 *L. guus* Haitlinger, Turkmenia
— Ti II/AW > 1.90, AW < 126 10.
10. Ti III > 340, AW/ISD < 2.15, Gl/Pgl < 3.10 *L. akkus* Haitlinger, Spain
— Ti III < 340, AW/ISD > 2.20, Gl/Pgl > 3.15 *L. hammameticus* n. sp., Tunisia
11. Dorsum bears over 140 setae 12.
— Dorsum bears below 140 setae 13.
12. W (width of scutum) > 105, leg II length (without coxa) < 520
— W < 105, leg II length > 520 *L. sudanensis* (Oudemans), Sudan
— W < 105, leg II length > 520 *L. ogazulacus* Haitlinger, Mozambique
13. PW > 115 14.
— PW < 115 15.
14. Ti III > 210, Ta III > 145, AW/ISD < 2.35 *L. auliacus* n. sp., Kazakhstan
— Ti III < 180, Ta III < 140, AW/ISD > 2.35 *L. mogadoranus* Haitlinger, Morocco
15. Ti III > 230 *L. mirenæ* Haitlinger, Spain
— Ti III < 220 16.
16. DS number > 115 *L. josifovi* Beron, Bulgaria
— DS number < 115 17.
17. AL/ISD > 1.20 *L. pasopaicus* Haitlinger, Namibia
— AL/ISD < 1.20 18.
18. Ti III/AL > 3.80, Ta III/PW > 1.50 19.
— Ti III/AL < 3.80, Ta III/PW < 1.50 20.
19. W/ISD < 2.15, AL/ISD < 1.00 *L. dubius* Paoli, Italy
— W/ISD > 2.20, AL/ISD > 1.00 *L. horiacus* Haitlinger, Syria
20. GL < 190, Pgl < 60, Ti I/AW < 1.50 *L. batoricus* n. sp. Mongolia
— GL > 200, Pgl > 60, Ti I/AW > 1.50 .. *L. tammuzi* Haitlinger, Syria, Israel, Saudi Arabia.

Acknowledgment

I would like to express my sincere thanks to Dr. M. Kak (Museum of Natural History, Wrocław University) for the loan of specimens.

Zusammenfassung

Es werden fünf neue Arten der Milbengattung *Leptus* beschrieben: *L. auliacus* von undeterminierten Tenebrionidae (Coleoptera) aus Kasachstan, *L. admeti* von *Airathous ferialis* (Homoptera, Fulgoridae) aus Sumatra, *L. alkmenæ* von *Cassida syrtica* (Coleoptera: Chrysomelidae) aus Indien, *L. batoricus* von *Pimelia cephalotes* (Tenebrionidae) aus der Mongolei und *L. hammameticus* von undeterminierten Tenebrionidae aus Tunesien. Neue Wirte und Fundorte werden für *L. meloidarum*, *L. mariae* und *L. anomalus* mitgeteilt. Die Arbeit enthält ebenfalls einen Schlüssel zu den Larven der Artengruppe mit mehr als vier Intercoxalae.

References

- André, M. (1953): Une espece nouvelle de *Leptus* (acarien) parasite de scorpions. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 2: 150–154.
- Beron, P. (1975): Erythraeidae (Acariformes) larvaires de Bulgarie. — Acta zool. bulg. 1: 45–75.
- Haitlinger, R. (1987a): The genus *Leptus* Latreille, 1796 and *Charletonia* Oudemans, 1910 (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) in Poland (larvae). — Pol. Pismo ent. 57: 339–349.
- Haitlinger, R. (1987b): Larval Erythraeidae (Acari, Prostigmata) from Madagascar. — Pol. Pismo ent. 57: 701–723.
- Haitlinger, R. (1990a): The new species of *Leptus* Latreille, 1796 (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) from Tenebrionidae (Coleoptera) with a key to European and North African species. — Pol. Pismo ent. 60: 45–58.
- Haitlinger, R. (1990b): Four new species of *Leptus* Latreille, 1796 (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) from insects of Australia, New Guinea and Asia. — Wiad. parazyt. 36: 47–53.
- Haitlinger, R. (1990c): Four new species of *Leptus* (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) from tropical Africa. — Angew. Parasitol. 31: 29–33.
- Haitlinger, R. (1991a): Six new species of *Leptus* Latreille, 1796 (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) from Neotropical Region. — Zesz. Nauk. Akad. Roln. we Wroclawiu, Zoo-technika 35: 265–272.
- Haitlinger, R. (1991b [1992]): New data on distribution on larvae from the genus *Leptus* Latreille, 1796 (Acari, Prostigmata, Erythraeidae) in Poland with the description of *Leptus miromiri* n. sp. — Wiad. parazyt. 37: 499–506.
- Haitlinger, R. (1993): Larval *Leptus* ectoparasitic on tenebrionid beetles from Ghana. — Boll. Soc. ent. ital. 125: 166–170.
- Haitlinger, R. (1994a): Two new species of *Leptus* Latreille, 1796 (Acari: Prostigmata: Erythraeidae) associated with Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera). — Israel J. Ent. 28: 139–149.
- Haitlinger, R. (1994b): A larval mite (Acari, Erythraeidae) parasitizing the buprestid beetle (Insecta, Coleoptera) in Spain. — Graellsia 50: 165–166.
- Ishii, I. (1933): A new species of *Leptus* from Kyushu (Acarina: Erythraeidae). — Igaku Kenkyu (Acta Medica) 23: 160–163.
- Kato, Y. & K. Kitahara (1958): A new species of Erythraeidae infesting horse-fly from Kuroshima. — Jap. J. Sanit. Zool. 9: 171–174.
- Kawashima, K. (1958): Studies on larval erythraeid mites parasitic on arthropods from Japan (Acarina: Erythraeidae). — Kyushu J. Med. Sci. 9: 190–211.
- Oudemans, A. C. (1912): Die bis jetzt bekannten Larven von Thrombidiidae und Erythraeidae mit besonderer Berücksichtigung der für den Menschen schädlichen Arten. — Zool. Jahrb. Abt. I. Suppl. 14: 1–230.
- Paoli, G. (1937): Studi sulle cavalette di Foggia (*Dociostaurus maroccanus* Thunb.) e sui loro oofagi (Ditteri Bombiliini e Coleotteri Meloide) ed Acari ectofagi (Eritreidi e Trombidiidi). — Redia 23: 27–206.
- Shiba, M. (1976): Taxonomic investigation on free-living Prostigmata from the Malay Peninsula. — Nat. life southeast Asia 7: 83–229.
- Southcott, R. V. (1988): Two new larval ectoparasitic mites (Acarina: Erythraeidae) from Sri Lankan tetrigid grasshoppers. — Entom. Scand., suppl. 30: 151–159.
- Southcott, R. V. (1991): Descriptions of larval *Leptus* (Acarina: Erythraeidae) ectoparasitic on Australian Diptera, and two earlier described Australian larvae. — Invert. Taxon. 5: 717–763.
- Southcott, R. V. (1992): Revision of the larvae of *Leptus* Latreille (Acarina: Erythraeidae) of postlarval instars. — Zool. J. Linn. Soc. 105: 1–153.
- Southcott, R. V. (1994): Two new larval Erythraeidae (Acarina) from Thailand, with keys to the larvae of *Leptus* for Asia and New Guinea, and world larvae of *Hauptmannia*. — Steenstrupia 20: 165–176.

Vitzthum, H. (1926): Malayische Acari. — Treubia 8: 1—198.

Prof. Dr. habil. Ryszard Haitlinger, Department of Zoology, Academy of Agriculture, ul. Cybulskiego 20, 50-205 Wrocław, Poland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 1	S. 111—112	Bonn, Mai 1998
--------------------	--------	------	------------	----------------

Buchbesprechungen

Auffenberg, W. (1994): *The Bengal Monitor*. — 560 S., University of Florida Press, Gainesville.

Mit dieser umfänglichen, reich bebilderten Monographie über den Bengalwaran (*Varanus bengalensis*) legt Walter Auffenberg bereits die dritte erschöpfend-monographische Bearbeitung einer Großwaranart vor. Nachdem ihm 1981 seine erste umfassende Studie über den Komodowaran ("The Behavioral Ecology of the Komodo Monitor") große Anerkennung gebracht hatte, konnte er 1988 ein weiteres großes Werk vorlegen, "Gray's Monitor Lizard", das den erst Ende der 70er Jahre von ihm wiederentdeckten Philippinenwaran (*Varanus olivaceus*), den einzigen auch Früchte fressenden Vertreter seiner Familie, zum Gegenstand hat. In beiden Waranmonographien entwickelte Auffenberg einen originellen Ansatz zur integrativen Darstellung der Ökologie und Biologie dieser Warane, von der auch das neue, vorliegende Buch profitiert. Im Gegensatz zu beiden vorher genannten Arten ist *V. bengalensis* sehr weit verbreitet: von Ost-Iran und Afghanistan bis in die indonesische Inselwelt. Innerhalb von 13 Jahren konnte Auffenberg Bengalwarane in Pakistan, Indien, Sri Lanka, Bangladesh, Thailand, Malaysia und auf Java studieren, besonders intensiv in Pakistan und Indien. Das Ergebnis ist eine ungeheure Fülle heterogener Daten, die in 12 Kapiteln beispielhaft verarbeitet und dargestellt werden. Dabei kommen äußere und innere Morphologie, Verbreitung, Umwelt, Aktivität und Fortpflanzung ebenso zur Darstellung wie Ernährung, Beuteerwerb und zwischen- sowie innerartliche Interaktionen. Fünf appendices und ein umfangreiches Literaturverzeichnis schließen das Werk ab. Die Darstellung ist souverän und gut geschrieben, die zahlreichen Abbildungen, Zeichnungen wie Diagramme sind instruktiv, lediglich im Literaturverzeichnis häufen sich Schreibfehler vor allem bei nicht anglophonen Zitaten. Dies tut der Tatsache aber nicht den geringsten Abbruch, daß Auffenberg hier, wie in den beiden vorhergehenden „Schwesterwerken“, Maßstäbe für die monographische Freilandbearbeitung von Wirbeltierarten setzt.

W. Böhme, Bonn

Günther, R. (1996, Hrsg.): *Die Amphibien und Reptilien Deutschlands*. Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm (G. Fischer). 825 S., mit 328 Abb., 10 Tafeln, 16 Farbtafeln und 86 Tab. ISBN 3-437-35016-1.

Der äußerst stattliche Band, in der Formulierung des Titels deutlich an den klassischen „Dürigen“ (Deutschlands Amphibien und Reptilien) aus dem Jahre 1897 erinnernd, hat auch expliziter den Anspruch, dessen Nachfolgewerk zu sein. Das Timing hierfür ist nahezu perfekt! Doch die Anfänge dieses großen Werkes reichten noch in die Zeit zurück, wo die Existenz von zwei Deutschlands einem geeinten Dürigen-Nachfolger entgegenstanden. Mit dem inzwischen verstorbenen Hans Schiemenz hatte Rainer Günther zunächst eine Herpetofauna der DDR geplant, die dann durch die Wiedervereinigung beider Deutschlands und durch Schiemenz' Tod nicht mehr zustandekommen konnte. Die dadurch entstandene Herausforderung, die Fauna des kleineren Teilgebietes durch die des erheblich größeren alten Bundesgebietes zu ergänzen, löste R. Günther durch Gewinnung und Zuhilfenahme zahlreicher Einzelautoren, von denen viele auch schon seit Jahren intensiv mit der Erforschung der westdeutschen Herpetofauna befaßt waren. Dies führte zu dem Konzept einzelner, von jeweils spezifischen Bearbeitern verfaßter Artkapitel, bei denen R. Günther — siehe die Vorgeschichte — natürlich in jedem Fall (mit Ausnahme des Kapitels „Fremdländische Wasserschildkröten“) beteiligt ist. Ein- und Überleitungskapitel verfaßte er allein, was natürlich auch für die Klepton- und Art-

bearbeitungen der Grünfrösche zutrifft. Insgesamt fügt er also in diesem Band 38 selbst- bzw. mitverfaßte Beiträge zusammen: eine wahrhaft beeindruckende Bilanz! Zwei weitere einleitende Kapitel sind von Gastautoren geschrieben worden: die Geschichte der Herpetologie im deutschsprachigen Raum vom Leiter des Dresdner Museums, F. J. Obst; und die historische Entwicklung der mitteleuropäischen Herpetofaunen seit dem Pleistozän vom Paläoherpetologen des Berliner Museums (und Namensvetter des Rezensenten), Gottfried Böhme.

Die Artkapitel sind einander in Aufbau und Informationsanordnung angeglichen und erleichtern so das Nachschlagen unter den wiederkehrenden Stichwörtern, die aber auch den verschiedenen Arten angepaßt sind und alle wesentlichen Aspekte der Morphologie, Biologie und Autökologie abdecken. Die Verbreitungsdarstellung ist, dem ursprünglichen Anliegen eines Verbreitungsatlanten gemäß, sehr ausführlich und für jedes Bundesland einzeln dargestellt. Eine Rasterkarte Deutschlands vereinigt alle regionalen Kartierungsergebnisse in einheitlicher Form.

Die in diesem Werk verarbeitete Literatur ist gewaltig, das eng gesetzte Schriftenverzeichnis umfaßt alleine 80 Seiten! Die Textkapitel enthalten zahlreiche Diagramme, Strichzeichnungen und S/W-Fotos, auch die zwischengeschalteten Bestimmungsschlüssel sind instruktiv illustriert. Optischer Angelpunkt ist ein 16seitiger eingeschalteter Farbtafelteil mit ansprechenden Fotos der Arten und ihrer Lebensräume. Gegenüber dem alten „Dürigen“ hat sich faunistisch, aber auch taxonomisch einiges getan. Es erwies sich, daß der altbekannte Wasserfrosch keine echte biologische Art, sondern ein — hier Klepton genanntes — Hybridisierungsprodukt der beiden Arten *Rana ridibunda* und *R. lessonae* ist, die in einem hochkomplexen genetischen System miteinander verbunden sind, und an dessen Erforschung R. Günther maßgeblich selbst beteiligt war und ist. Auch die seit Ende der 70er Jahre im Raum stehende Verschiedenheit westlicher und östlicher Smaragdeidechsen ist inzwischen abgesichert und erwiesen, so daß hier erstmals zwei getrennte Artkapitel, eines für *Lacerta viridis* und eines für *L. bilineata*, verfaßt wurden. Mit *L. horvathi* geriet eine nordostmediterrane Art in unsere Fauna, an deren Autochtonie noch immer letzte Zweifel nicht ausgeräumt scheinen. *Vipera aspis* aus dem Schwarzwald dagegen, für Jahrzehnte schon aus der deutschen Fauna gestrichen, ist wieder da: durch gründliche Nachsuche wiederentdeckt!

In seinem Vorwort beklagt der Herausgeber zu Recht, daß man bei längerfristiger Beobachtung einheimischer Herpetofauna fast immer einen drastischen Rückgang verzeichnen muß. Trotz erfreulicher regionaler Gegenbeispiele (Aspispiper, Äskulapnatter, westl. Smaragdeidechse und einige andere) ist die Situation insgesamt nach wie vor ernst, vor allem für die Amphibien. Dieses große und großartig ausgestattete Buch kann aber auch dazu beitragen, den Amphibien und Reptilien neue Freunde zu gewinnen und damit die Lobby derer, die sich für ihren Erhalt bei unszulande einsetzen, zu vergrößern. Als Zusammenfassung des aktuellen Ist-Zustandes unseres gesamten Wissens ist es für jeden haupt- und nebenamtlichen Herpetologen auf Jahre hinaus unverzichtbar. Ein kommendes Nachfolgewerk sollte aber nicht unbedingt wieder 100 Jahre warten.

W. Böhme, Bonn

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und“. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Dankagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorennamen versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend nummeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen: Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.

Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — *Mammalia* 21: 321–335.

Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — *Am. Mus. Novit.* 2821: 1–25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126x190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preislste liegen der Korrekturfahne bei.

INHALT

Histological examination of the male gonad of hybrid specimens: <i>Microtus savii</i> x <i>M. brachycercus</i> (Rodentia: Arvicolinae) L. Galleni, A. Tellini, A. Cicalò, C. Fantini & O. Fabiani	1
Sexual dimorphism and age variability in cranial characters of <i>Oryzomys subflavus</i> (Wagner, 1842) (Rodentia: Sigmodontinae) from northeastern Brazil A. R. Camardella, L. M. Pessoa & J. A. Oliveira	9
Volierenbeobachtungen zur Rangordnung, Aktivitätsverteilung und Tagesrhythmik einer Gruppe von Mohrenkopfpapageien (<i>Poicephalus senegalus</i> L., 1766) W. Lantermann	19
Über das Vorkommen von <i>Trionyx</i> s. l. (Testudines: Trionychidae) im Oberoligozän von Rott (Rheinland) Th. Mörs	31
The Reptilia of Albania: species composition, distribution, habitats I. Haxhiu	35
Die kronenbewohnenden Malachiidae (Coleoptera) dreier Baumarten in Rwanda und Kivu A. M. J. Evers	59
A revision of the Palearctic species of <i>Lampromyia</i> Macquart (Diptera, Vermileonidae), with the description of a new Iberian species and a cladogram for the genus B. R. Stuckenberg	67
Five new species of <i>Leptus</i> Latreille, 1796 (Acari: Prostigmata, Erythraeidae) from Asia and Africa R. Haitlinger	97
Buchbesprechungen	111

52
1972
VAT

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE



Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandkosten. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 2	S. 113–121	Bonn, Oktober 1998
--------------------	--------	------	------------	--------------------

***Eptesicus bottae* (Mammalia, Chiroptera) auf der Insel Rhodos**

Otto v. Helversen

Abstract. Botta's serotine *Eptesicus bottae* (Peters, 1869), a bat species which in recent years has been shown to be widespread over the coastal areas of Anatolia (Spitzenberger 1994) was recorded for the first time on the Greek island of Rhodos. External morphological differences allow to separate this species from *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774); the smaller *bottae* has narrower wings and a different shape of the penis. As the East Mediterranean *E. bottae anatolicus* Felten, 1971 are much larger than Asian *E. bottae* it may be doubted that the North-African form *isabellinus* (Temminck, 1840) really belongs to *E. serotinus*, as assumed by most authors; their measurements are nearer to Anatolian *bottae*. *Eptesicus bottae* does not seem to be a rare species on Rhodos; these bats hunt regularly over the dry coastal plains of the southcoast of the island. Their echolocation calls are described; search phase calls are QCF calls with an end-frequency of about 28 kHz and a duration of 14 ± 2 ms, approach phase calls are shorter and more FM, but also mostly end at a frequency of 28 kHz.

Key words. Taxonomy, zoogeography, bats, Greece, echolocation calls.

Einleitung

Seit den Arbeiten von Felten (1971), Nader & Kock (1983, 1990) und vor allem seit der gründlichen Studie von Spitzenberger (1994) war bekannt, daß *Eptesicus bottae* (Peters, 1869) an der gesamten Süd- und Südwest-Küste Anatoliens verbreitet ist (Abb. 1). Nach diesen Beobachtungen lag es nahe, diese Art auch auf den griechischen Inseln vor der Kleinasiatischen Küste zu erwarten. Ich nutzte einen zweiwöchigen Aufenthalt auf Rhodos Anfang September 1996, um diese Frage zu überprüfen, und fand die Art über einen Großteil der Insel verbreitet.

Im folgenden sind einige Angaben zur Unterscheidung von *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) anhand äußerer Merkmale, zur Verbreitung und den Habitatpräferenzen auf Rhodos und zur Bioakustik zusammengestellt.

Material und Methode

Für die Registrierung der Ortrungsrufe wurde ein von der Technischen Fakultät der Universität Erlangen (Prof. Oehme) entwickeltes Gerät benutzt, welches es erlaubt, die mit 500 kHz digitalisierten Signale eines Ultraschallmikrophons direkt auf eine Rechner-Festplatte zu schreiben. Die Auswertung erfolgte mit einem ebenfalls von der Arbeitsgruppe Prof. Oehme (G. Kilian, M. Bannert, Th. Jaumann) entwickelten Auswerteprogramm.

Die Fänge erfolgten mit der Hilfe von Japannetzen über als Tränke genutzten Wasserstellen.

Nachweise

Netzfänge: 4. 9. 96, Bucht von Lardos südl. Lindos, Bachmündung, 5 ♀ ad., alle Tiere mit stark abgekautem Gebiß; 10. 9. 96, Bach unterhalb Salakos, 1 ♂.

Quartierbeobachtung: 7.–10. 9. 96, ein einzelnes Individuum (♂?) in Wasserabflußlöchern unter der Brücke über den Gaiduras-Bach bei der Kapelle Agios Georgios Loryma.

Tonaufnahmen: 1. 9. 96, Bucht von Charaki, Mündungszone des Makaris-Baches; 3. 9. 96 Strand bei Kiotari; 9. 9. 96 Strandebene bei Kolimbia.

Detektornachweis: 7. 9. 96, trockenes Bachbett an der Küste bei Lachania.

Zur Unterscheidung zwischen *Eptesicus bottae* und *Eptesicus serotinus*

Wie Spitzenberger (1994) ausführte, sind sich die anatolischen *serotinus* und *bottae* farblich sehr ähnlich. Beide Arten haben ein glänzendes, isabellfarbenes, seidiges Fell und dazu scharf kontrastierend ein schwarzes Gesicht, schwarze Ohren und Flughäute (Abb. 3). *E. bottae* ist kleiner als *serotinus* und läßt sich in Anatolien anhand der Condylbasal-Länge überschneidungsfrei abgrenzen (Spitzenberger 1994). Die externen Merkmale überschneiden sich, wie Spitzenberger zeigte, nur knapp. So beträgt die Länge des Unterarms UA(-), d. h. ohne Handwurzel gemessen, bei *E. bottae* 43–49 mm, bei *E. serotinus* 49–55 mm. Meine Messungen zeigten, daß die Länge des 5. Fingers beide Arten noch besser trennt als die UA-Länge (vgl. Abb. 4). *E. bottae* ist etwas schmalflüglicher als die „Breitflügelfledermaus“ *E. serotinus*. Das läßt sich auch am Flugstil von *E. bottae* erkennen, der schneller und Abendsegler-artiger ist als der von *E. serotinus*.

Ein weiteres gutes Unterscheidungsmerkmal beider Arten ist bei Männchen die äußere Form des Penis. Wie bei vielen anderen sympatrischen „sibling species“ unter den Fledermäusen ist die Form des Penis bei beiden Arten deutlich verschieden (Abb. 5): Der Penis von *E. serotinus* ist in der Aufsicht zum Ende hin nur wenig verdickt und besitzt einen Längswulst, der Penis von *E. bottae* dagegen ist kolbenförmig, zum Ende hin verdickt und trägt eine dachförmige Furche. (Dieselbe oder eine ähnliche Form des Penis erwähnen Hanak & Gaisler 1971 für *E. bottae ognevi*).

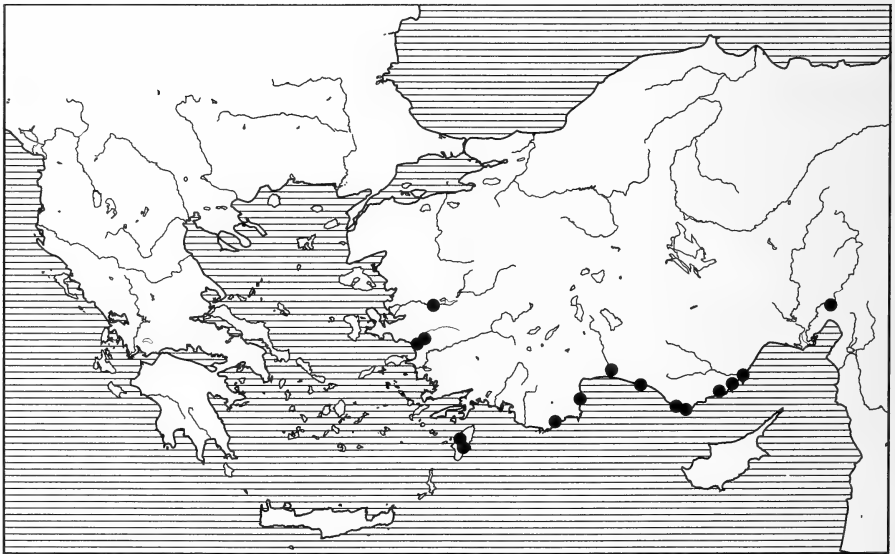


Abb. 1: Bisherige Nachweise von *E. bottae* in Kleinasien (nach Spitzenberger 1994) und Rhodos.

Ortungsrufe

Wenn *E. bottae* hoch über den Küstenebenen flog, äußerte sie fast konstantfrequente „Suchflug“-Rufe (QCF-Rufe) mit geringer Schwankungsbreite bei 28 kHz Endfrequenz (Abb. 6, Tab. 1). Kamen die Tiere auf der Jagd tiefer (oder entdeckten sie ein Insekt und gingen in die „Annäherungsphase“ über), wurden die Rufe kürzer und waren stärker frequenzmoduliert, endeten aber ebenfalls meist bei 28 kHz, ihre Wiederholungsrate wurde regelmäßiger (Abb. 6, Abb. 7). Eine Terminalphase („final buzz“) habe ich nur einmal aufgenommen (Abb. 6), die Folgefrequenz der steilmodulierten FM-Laute im final buzz betrug ca. 130 Hz, ihre untere Frequenz lag bei ca. 19 kHz, ihre Dauer betrug ca. 1,1 ms. Die Ortungsrufe ähneln also denen der Nordfledermaus *E. nilssoni* (Zingg 1990, Skiba 1995).

Habitat

Während nach der Arbeit von Spitzenberger (1994) *Eptesicus bottae* geradezu als ein Spezialist für antike Ruinen erscheinen mußte, war die Art auf der Insel Rhodos weit verbreitet. Auf Rhodos ließ sich *E. bottae* leicht an ihren Ortungsrufen erkennen: Die Gemeinschaft der im freien Luftraum jagenden Fledermäuse („aerial hawking bats“)

Rhodos

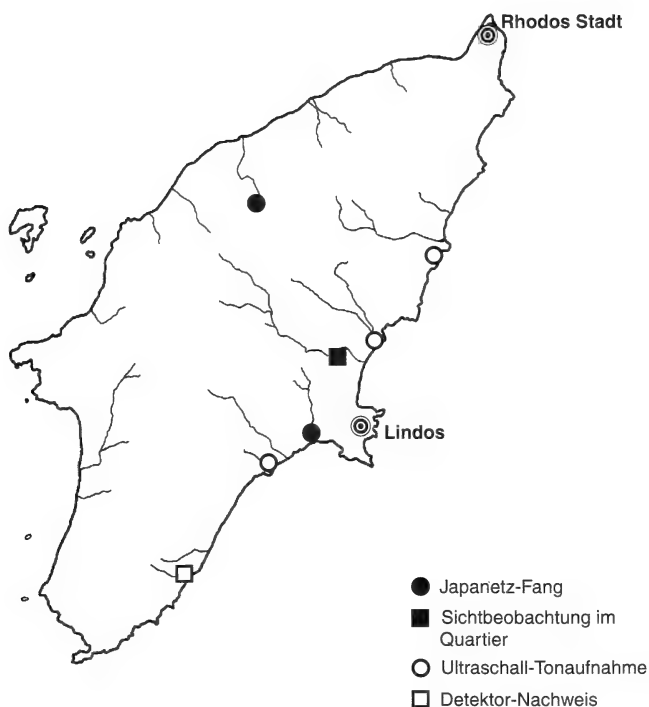


Abb. 2: Fundstellen von *E. bottae* auf der Insel Rhodos.

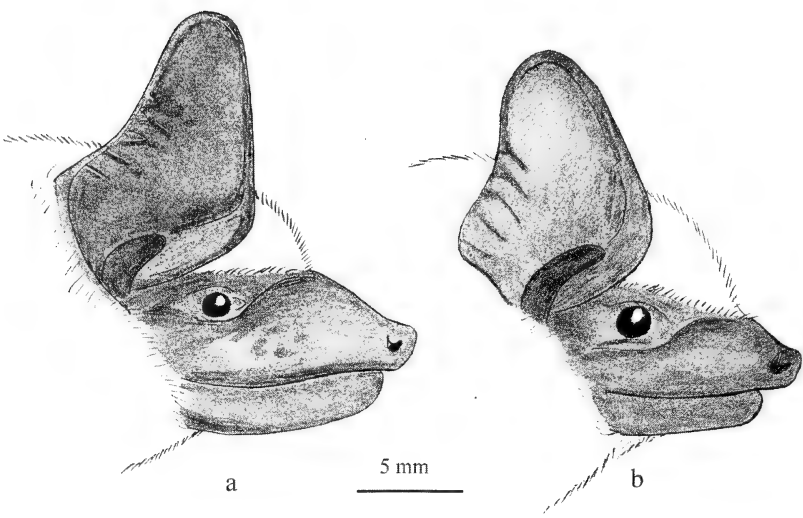


Abb. 3: Gesicht und Ohren von *E. serotinus* (a) und *E. bottae* (b). Der Tragus von *bottae* ist schlanker, das Gesicht zierlicher, und die Augen wirken größer.

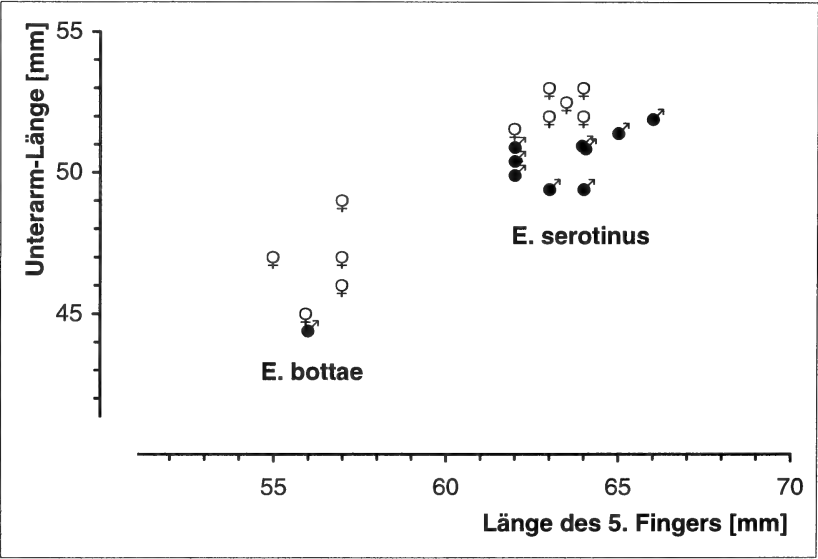


Abb. 4: UA-Länge (ohne Handwurzel gemessen) und Länge des 5. Fingers bei *E. bottae* (aus Rhodos) und *E. serotinus* (aus Südgriechenland: Peloponnes und Insel Samos).

bestand meist aus *Tadarida teniotis* (QCF = 13 kHz), oft *E. bottae* (QCF = 28 kHz), regelmäßig *Hypsugo savii* (QCF = 34–36 kHz), gelegentlich *Pipistrellus kuhlii* (?) (QCF = 38 kHz) und fast immer *P. pipistrellus* (QCF = 48 kHz). Bei nächtlichen Kontrollen zeigte sich, daß *E. bottae* in den Waldgebieten und hügelig-gebirgigen Zonen der Insel fehlte. Ihr Verbreitungsschwerpunkt lag in den kahlen Küstenregionen der Südküste von Rhodos (Abb. 2). Hier jagte sie über den mit *Phrygana* bewachsenen, verkarsteten Hängen oder über den traurigen Resten natürlicher Vegetation im Mündungsgebiet der im Sommer ausgetrockneten, schotterführenden, leider oft als Müllkippe mißbrauchten Bachläufe in den durch den Massentourismus auch anderweitig rigoros zerstörten Küsten-Ebenen. Tagesquartiere waren aller Wahrscheinlichkeit nach Felsspalten im Karstgestein, für die als Ersatz auch das Wasserablauf-Loch im Boden einer Brücke dienen konnte. So erklärt sich wohl auch die scheinbare Spezialisierung auf Tempelruinen an der anatolischen Küste.

Tabelle 1: Endfrequenz, Dauer und Periode der Ortungsrufe von *E. bottae* auf Rhodos.

	Frequenz Rufanfang (kHz)	Frequenz Rufende (kHz)	Dauer (ms)	Periode (ms)
Suchflug:	29–32	27,5±0,6	13,7±1,8	(s. Abb. 7)
Annäherungsphase:	40–65	28,6±0,7	8,7±2,2	193±60
Terminalgruppe:	ca. 38	ca. 19	1,1±0,1	7,6±0,8

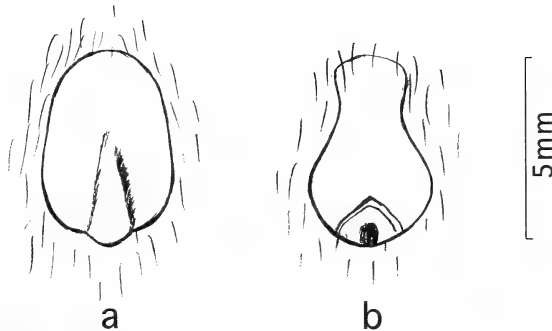


Abb. 5: Äußere Morphologie des Penis (a) *E. serotinus* (Insel Samos) und (b) *E. bottae* (Insel Rhodos); beides nach Feldskizzen.

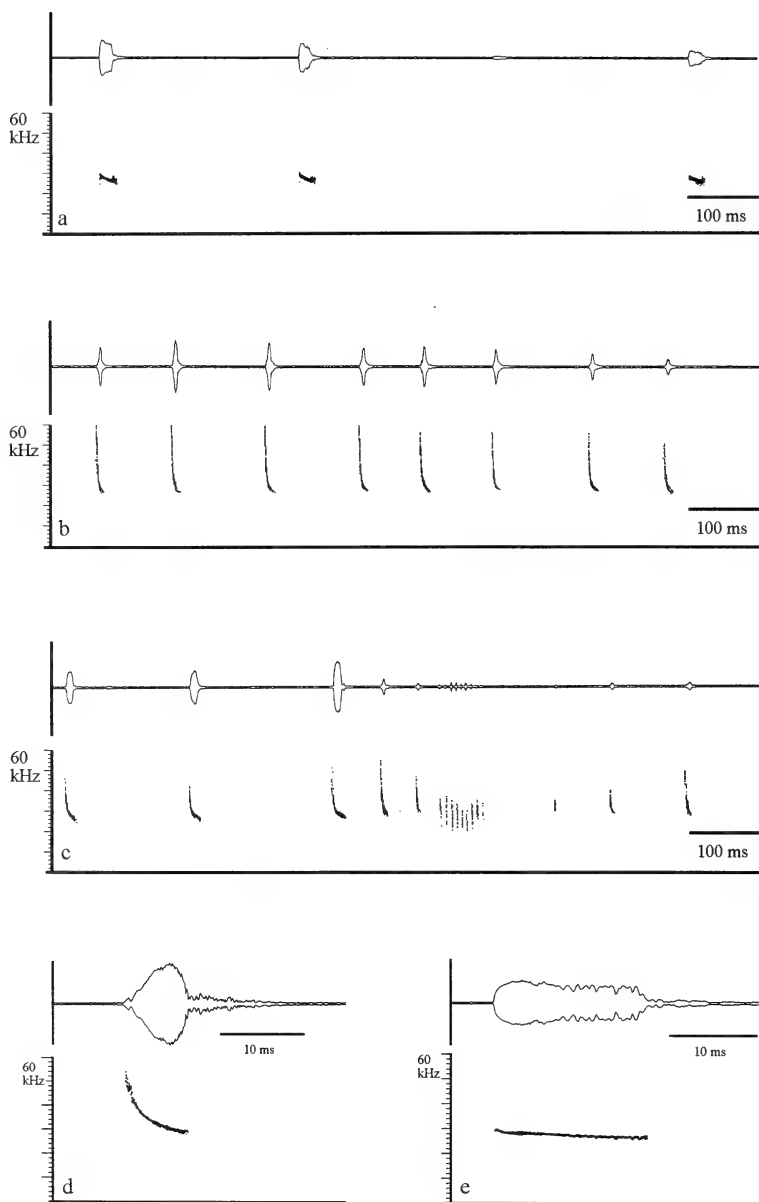


Abb. 6: Ortungsrufe von *E. bottae* auf Rhodos; (a) Suchflugrufe beim Überflug über die Küstenebene; (b) Annäherungsphase, und (c) final buzz. (d) und (e) Einzelrufe aus der Annäherungsphase und dem Suchflug.

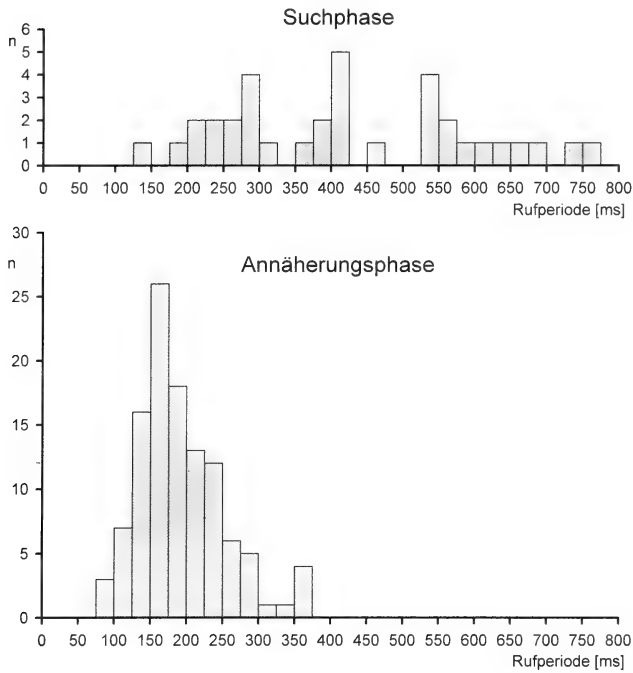


Abb. 7: Verteilung der Rufperioden von *E. bottae* im Suchflug und in der Annäherungsphase.

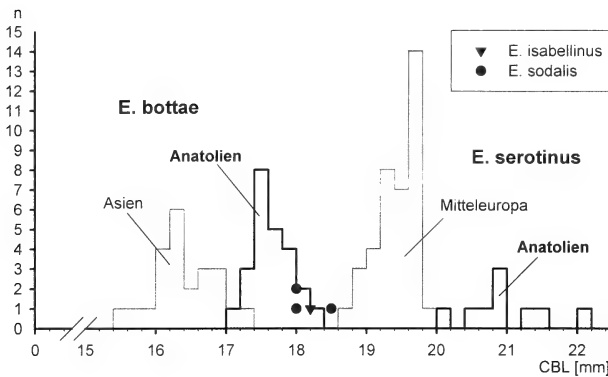


Abb. 8: Condylbasal-Länge bei asiatischen und anatolischen *E. bottae* und bei mitteleuropäischen und anatolischen *E. serotinus* (nach Spitzenberger 1994 und Hanak & Gaisler 1971) im Vergleich mit dem Lektotyp von *E. isabellinus* (Harrison 1963) und den Maßen dreier „*E. sodalis*“ (nach Hanak & Gaisler 1971).

Bemerkungen zu „*Eptesicus isabellinus*“

Seit den Arbeiten von Harrison (1963) und Hanak & Gaisler (1971) werden die kleinen Formen der Breitflügelfledermaus, die als *isabellinus* (Temminck, 1840) und *sodalis* (Barett-Hamilton, 1910) beschrieben wurden, zu *E. serotinus* gestellt, weil sie bei einem Vergleich mit mittelasiatischen und ägyptischen *E. bottae* und mitteleuropäischen *E. serotinus* in den unteren Randbereich der Größenverteilung von *E. serotinus* fallen (vgl. Hanak & Gaisler 1971 und Abb. 8). Vergleicht man sie aber mit anatolischen und griechischen *E. bottae* und *E. serotinus* (Abb. 8), so ergibt sich ein anderes Bild: *E. bottae* zeigt eine Kline der Größenvariation mit von Osten (und Süden) nach Nord-Westen immer größer werdenden Formen, so daß *E. bottae anatolicus* Felten, 1971 die größten Maße hat (vgl. Spitzenberger 1994). Interessanterweise zeigt *E. serotinus* ebenfalls eine klinale Veränderung der Größe, wobei die mitteleuropäischen und einige asiatische Populationen kleiner, jedoch wiederum die anatolischen Tiere am größten sind. Dadurch bleiben *bottae* und *serotinus* zwar in ihrem Größenunterschied in Anatolien getrennt, sind aber jeweils größer als im ganzen restlichen Verbreitungsgebiet. Vielleicht handelt es sich dabei um ein ‚character displacement‘, welches eine zu große Überlappung der Nahrungsnischen vermeidet. Vergleicht man nun *E. sodalis* (s. Hanak & Gaisler 1971) und *E. isabellinus* (s. Harrison 1963) mit den griechischen und anatolischen *E. bottae* und *E. serotinus*, so fallen ihre Maße eher in den Bereich von *E. bottae* als in den von *E. serotinus* (Abb. 8). Auch die algerischen „*E. s. isabellinus*“ sind zumindest teilweise recht klein für *E. serotinus* und könnten auch zu *bottae* gehören: UA 47–51.5 (♀), 45–50 (♂); CBL 17.8–19.5 (♀; bei den ♂ sicher kleiner) (Kowalski & Rzebik-Kowalska 1991); möglicherweise finden sich in diesem Material beide Arten. Die oft angegebenen Unterschiede in der Haarfarbe und Haarlänge konnte ich für die griechischen und anatolischen *E. bottae* und *E. serotinus* nicht recht nachvollziehen, zumindest ist die Variabilität sehr groß. Auf jeden Fall sollte man weiter auf die kleinen *Eptesicus* „*serotinus*“ in Südosteuropa und Nordafrika achten. Wahrscheinlich könnte eine molekulargenetische Untersuchung die Frage der Artzugehörigkeit von *isabellinus* klären. Sollten die kleinen nordafrikanischen *Eptesicus* mit *bottae* übereinstimmen, hätte der Name *isabellinus* Priorität.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. F. Oehme (Elektrotechnik der Universität Erlangen) und seinen Studenten G. Kilian, Th. Jaumann und M. Bannert danke ich für die Entwicklung des digitalen Ultraschall-Aufzeichners. Für unermüdliche Hilfe beim Stellen der Japannetze danke ich meinem Sohn Martin, für Geduld und Initiative meiner Mutter Ruth v. Helversen.

Zusammenfassung

Eptesicus bottae, eine kleinere Verwandte der Breitflügelfledermaus *E. serotinus*, wurde erstmalig auf der griechischen Insel Rhodos nachgewiesen. *E. bottae* ist kleiner und etwas schmalflügeliger als *serotinus*, und die Form des Penis ist charakteristisch. Auf Rhodos ist die Art nicht selten und jagt regelmäßig über den trockenen Ebenen der Südküste der Insel. Die Ortungsrufe im Suchflug sind QCF-Laute mit einer Endfrequenz um 28 kHz und einer Dauer von 14 ± 2 ms, die Rufe in der Annäherungsphase sind stärker frequenzmoduliert und kürzer, enden aber auch meist bei 28 kHz.

Literatur

- Felten, H. (1971): Eine neue Art der Fledermaus-Gattung *Eptesicus* aus Kleinasien. — *Senckenbergiana biol.* 52: 371–376.
- Hanák, V. & J. Gaisler (1971): The status of *Eptesicus ognevi* Bobrinski, 1918, and remarks on some other species of this genus (Mammalia: Chiroptera). — *Vestn. Cs. Spol. Zool. Sva.* 35: 11–24.
- Harrison, D. L. (1963): Observation on the North African serotine bat, *Eptesicus serotinus isabellinus* (Temminck, 1840) (Mammalia: Chiroptera). — *Zool. Mededelingen* 38: 207–212.
- Kowalski, K. & B. Rzebik-Kowalska (1991): Mammals of Algeria. — *Pol. Acad. Science.* Wrocław.
- Nader, I. & D. Kock (1983): Notes on some bats from the Near East (Mammalia: Chiroptera). — *Z. Säugetierkunde* 48: 1–9.
- Nader, I. & D. Kock (1990): *Eptesicus (Eptesicus) bottae* (Peters 1869) in Saudi Arabia with notes on its subspecies and distribution (Mammalia: Chiroptera, Vespertilionidae). — *Senckenbergiana biol.* 70: 1–13.
- Skiba, R. (1995): Zum Vorkommen der Nordfledermaus, *Eptesicus nilssoni* (Keyserling & Blasius, 1839), in Süddeutschland. — *Nyctalus (N. F.)* 5: 593–601.
- Spitzenberger, F. (1994): The genus *Eptesicus* (Mammalia, Chiroptera) in Southern Anatolia. — *Folia Zoologica* 43: 437–454.
- Zingg, P. E. (1990): Akustische Artidentifikation von Fledermäusen (Mammalia: Chiroptera) in der Schweiz. — *Rev. Suisse Zool.* 97: 263–294.

Prof. Dr. O. v. Helversen, Zoologisches Institut der Universität Erlangen, Staudtstraße 5, D-91058 Erlangen.



Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera) Part III. The *Nycteris thebaica* group

Victor Van Cakenberghe & Frits De Vree

Abstract. In this paper, the systematics of the African *N. thebaica* group is discussed. Based on multi- and univariate statistical tests, two species are retained within this group: *N. thebaica*, which occurs over almost the entire African continent and the Arabian Peninsula, and *N. gambiensis*, which is limited to West Africa. Based on literature data, the species status of *N. vinsoni* is confirmed. Literature data, measurements and lists of material examined are presented for each of these species. Unfortunately, even the vast amount of specimens available for this study is still insufficient to decide definitely the status of forms such as *brockmani* and *damarensis*, which at present are considered synonyms of *N. thebaica*.

Key words. Chiroptera, bats, *Nycteris*, taxonomy, zoogeography, Africa, multivariate statistics.

Introduction

In two previous papers (Van Cakenberghe & De Vree 1985, 1993b) the systematics of the three other African species groups, belonging to the genus *Nycteris* Geoffroy

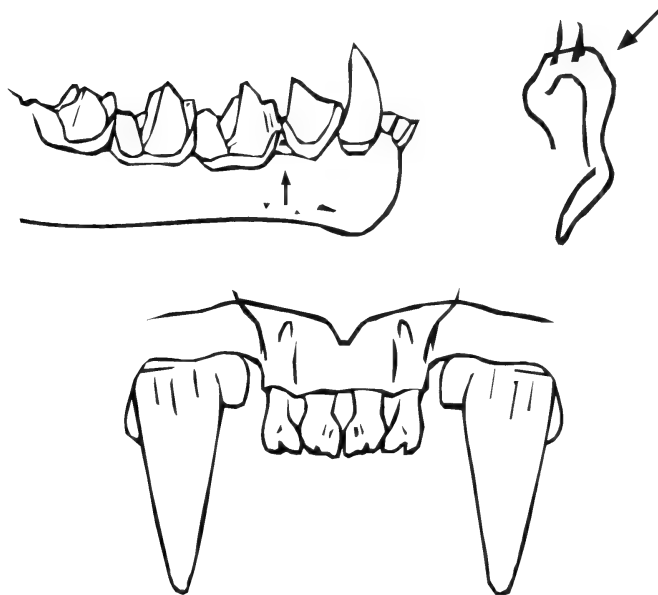


Fig. 1: Morphological characters of the members of the *N. thebaica* group.

& Cuvier, 1795 were discussed. This paper will deal with the fourth and final group as conceived by Andersen (1912): the *Nyteris thebaica* group. Figure 1 shows the morphological characters, which are common to all members of this species group: bicuspid upper incisors, a small second lower premolar (less than half the height of the first one) and a tragus, which has an inverted pearshape. This latter character is the only morphological distinction between the members of the present group and those belonging to the *N. macrotis* group (see Van Cakenberghe & De Vree 1985: 57, fig. 4).

The *N. thebaica* group is the most common of all African groups. In this group, many forms are described, of which the pan African *thebaica* Geoffroy, 1813 and the West African *gambiensis* K. Andersen, 1912 are the most important. The status of some 18 other forms will also be discussed more thoroughly in the systematic accounts section

Material and Methods

For this part of the study, 2243 specimens belonging to the *N. thebaica* group were examined. These originated from the following collections, the curators of which we would like to thank:

British Museum (Natural History), London, G. B. (BM): J. E. Hill; Carnegie Museum, Pittsburgh, U.S.A. (CM): S. B. McLaren & D. A. Schlitter; Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, G. B. (HZM): D. L. Harrison & P. Bates; Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussels, Belgium (KBIN): X. Misonne; Kaffrarian Museum, King William's Town, Republic of South Africa (KM): P. Swanepoel; Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren, Belgium (KMMA): D. Meirte; University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence, U.S.A. (KU): S. M. Kortlucke & R. Hoffmann; Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, U.S.A. (MCZ): M. E. Rutzmoser; Muséum d'Histoire Naturelle, Genève, Switzerland (MHNG): V. Aellen; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (MNHN): F. Petter & M. Tranier; Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria", Genova, Italy (MSNG): G. Arbocco; Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Italy (MSNM): L. Gagnolaro; Museo Zoologico de "la Specola", Firenze, Italy (MZUF): M. L. Azzaroli; Naturhistorisches Museum, Wien, Austria (NMW): F. Spitzenberger & K. Bauer; Nationaal Natuurhistorisch Museum (formerly Rijksmuseum van Natuurlijke Historie), Leiden, The Netherlands (RMNH): C. Smeenk; Oklahoma State University, Stillwater, U.S.A. (OSU): M. Douglas; Royal Ontario Museum, Toronto, Canada (ROM): R. L. Peterson & J. Eger; Senckenberg Museum Frankfurt-am-Main, Germany (SMF): D. Kock; Staatliches Museum für Naturkunde, Dresden, Germany (SMND): S. Eck; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany (SMNS): F. Dieterlen; Transvaal Museum, Pretoria, Republic of South Africa (TM): D. A. Wolhuter & I. L. Rautenbach; United States National Museum, Washington, D.C., U.S.A. (USNM): M. D. Carleton & C. B. Robbins; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany (ZFMK): R. Hutterer; Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Hamburg, Germany (ZMH): H. Schliemann; Zoologisk Museum Universitet København, Denmark (ZMUC): H. J. Baagøe.

During this study, 11 cranial and 9 external variables were measured on all adult specimens, as far as possible. The measurements taken were: 1: Gl = Greatest length of the skull, 2: Cbl = Condylbasal length, 3: Sw = Width of the shield, 4: Zyg = Zygomatic width, 5: Mast = Mastoid width, 6: Brain = Width of the Braincase, 7: c-m₁ = Length of the upper toothrow, 8: c-c = Width across the upper canines, 9: m³-m³ = Width across the upper third molars, 10: Mand = Mandibular length, 11: c-m³ = Length of the lower toothrow, 12: Fa = Forearm length, 13: Meta 3 = Length of the metacarpus of the third finger, 14: 3 ph 1 = Length of the first phalange of the third finger, 15: 3 ph 2 = Length of the second phalange of the third finger, 16: Meta 4 = Length of the metacarpus of the fourth finger, 17: Meta 5 = Length of the metacarpus of the fifth finger, 18: 5 ph 1 = Length of the first

phalange of the fifth finger, 19: 5 ph 2 = Length of the second phalange of the fifth finger, 20: Tib = Tibia length.

More details on the measurements and on the statistical techniques are presented in previous papers (Van Cakenberghe & De Vree 1985, 1993a).

Results

Since recent authors still do not agree on the status of the West-African *N. gambiensis*, the following analyses will primarily deal with this problem. The abundant material from the Smithsonian Institution (USNM) enabled us to carry out numerous analyses, even on material from individual countries.

Figure 2 illustrates the presence of two different forms in Senegal by means of a principal components analysis on the skull measurements of 56 specimens. All 11 original variables are weakly (0.54 for Mast) to very strongly (0.96 for Gl_s) correlated with the first principal component (P.C.₁). This shows that P.C.₁ is a good indicator for size. Gl_s, Mast, c-m³ and Mand are positively correlated with P.C.₂ but all correlations are very weak, except for this of Mast (0.83). The Senegalese material is clearly separated into two groups, one with 44 specimens and another with 12 animals. Group "1" includes specimens from Koular and Saboya (together 14 specimens), Diattacounda and Gamon (1 each) and Dialocote (28, including the holotype of *N. gambiensis* ["3"]). The second group ("2") consists of 5 specimens from Diattacounda, 4 from Saboya, 2 from Bandia and 1 from M'Bour. The presence of the holotype of *N. gambiensis* makes it possible to identify the specimens of the first group as *N. gambiensis*. These are clearly smaller than the other specimens, which represent *N. thebaica*. Because of the sympatric occurrence of the forms in Diattacounda, specific separation is suggested. A similar picture is obtained from an analysis on the external measurements, although only 19 specimens could be measured completely.

Unfortunately, these differences are not everywhere as clear as in Senegal. However, an analysis on the skull measurements of 99 specimens from Burkina Faso shows that also in that country both forms occur sympatric: 7 specimens from Oulo belong to *N. thebaica* and 10 to *N. gambiensis*. The skull measurements of 65 specimens from Ghana could be analyzed, and these belong almost uniquely to *N. gambiensis*. Only one specimen out of nine from Damongo (USNM 467930) is somewhat different, and represents *N. thebaica*.

All West African material was lumped together for the next canonical analysis on the tooth measurements of 420 specimens. In figure 3, 12 groups are defined (between brackets the number of specimens in each group is given): 1 = Senegal (16), 2 = Burkina Faso (80), 3 = Morocco (13), 4 = Nigeria (26), 5 = Cameroon (12), 6 = Senegal (58), 7 = Burkina Faso (83), 8 = Ghana (80), 9 = Nigeria (17), 10 = Guinea (14), 11 = Gambia (11) and 12 = Togo (10). Two groups are defined for Senegal, Burkina Faso and Nigeria, since analyses on the specimens from these countries indicated the presence of two size classes. The analysis reveals that all original variables show a very strong correlation with the first canonical variate (C.V.₁): from 0.89 for c-c (represented by "v8") to 0.99 for Mand ("v10"). The upper jaw variables are positively correlated with C.V.₂ and those of the lower jaw negatively. Two clusters of groups can be recognized in figure 3 of which groups

1 to 5 are found to represent *N. thebaica* and groups 6 to 12 *N. gambiensis*. Both clusters show a small overlap, which primarily results from countries where only one species was found.

A discriminant analysis to separate both species in West Africa is performed on the tooth measurements of 343 specimens belonging to *N. gambiensis*: Benin (54), Gambia (16), Guinea-Bissau (2), Ghana (80), Guinea (10), Burkina Faso (83), Ivory Coast (14), Nigeria (17), Senegal (57) and Togo (10), and 132 *N. thebaica* specimens from Benin (1), Guinea (4), Burkina Faso (80), Cameroon (12), Morocco (13), Nigeria (4) and Senegal (18). This results in the following function for all five variables:

$$X = 4.031 * c\text{-}m^3 + 0.363 * c\text{-}c + 4.642 * m^3\text{-}m^3 + 6.563 * \text{Mand} + 3.288 * c\text{-}m_3.$$

This formula gives a Mahalanobis distance of 12.262 and a chance for misclassification of 3.99 %. The Hotelling T^2 is 1168.848, with a F-value of 231.792 and 5 and 469 df., ****. For the above formula, 153.761 is the discriminating value. The best separating measurement is the length of the lower jaw. For this one variable, the discriminant function is: $X = 10.591 * \text{Mand}$, which has a Mahalanobis distance of 9.692 and 5.98 % chance for misclassification. The Hotelling T^2 amounts to 923.908, which is equal to the F-value, with 1 and 473 df., ****. This function produces a discriminating value of 124.654, which results in a mandibular length of 11.76 mm. Some misclassifications, essentially for *N. gambiensis*, can result from this simple function. Only one *N. thebaica* specimen has a smaller value.

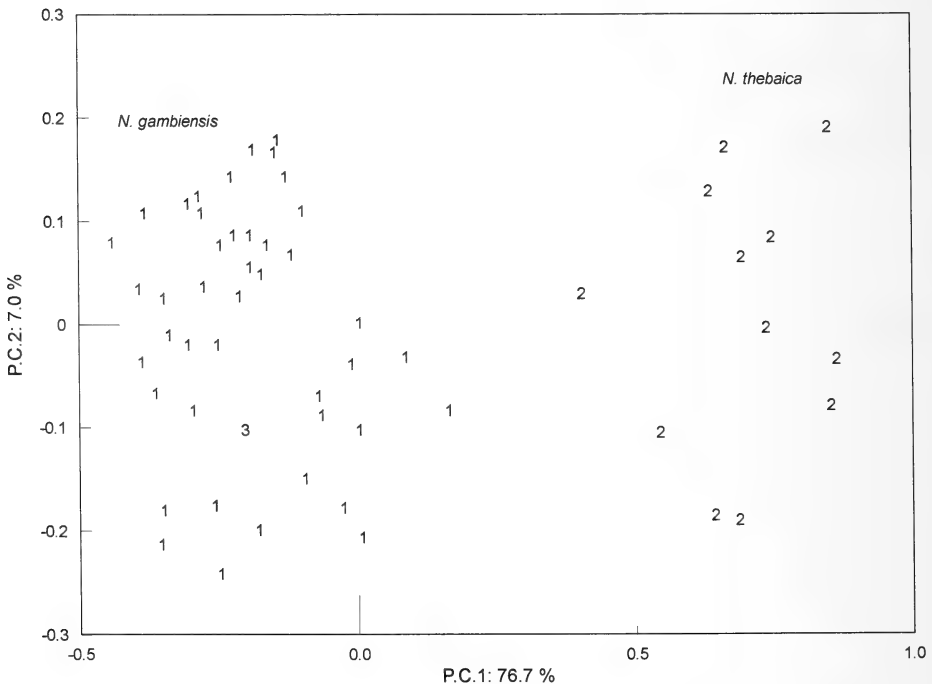


Fig. 2: Principal components analysis on the skull measurements of animals from Senegal (1: *N. gambiensis*, 2: *N. thebaica*, 3: holotype of *N. gambiensis*).

Univariably, the West African representatives of both species are significantly different in all their measurements if both sexes are grouped together. Males are not significantly distinct for 3 ph 2 ($F = 2.807$ with 1 and 65 df.), whereas females are not significantly distinct for 5 ph 2 ($F = 2.993$ with 1 and 78 df.).

The large amounts of material available made it possible to examine the relation between *N. gambiensis* and *N. thebaica* univariably for a number of separate countries such as Senegal, Burkina Faso and Nigeria. There was even material enough to perform analyses on two separate localities: Koular-Saboya in Senegal and Oulo in Burkina Faso. For all of these groups, the sexes could be examined separately. Except for 5 ph 2 ($F = 0.689$ with 1 and 18 df.) all variables are significantly distinct (****) for animals from Senegal. Similar results are obtained for the analyses on the Senegalese females. No significant distinction is found for 5 ph 2, whereas the distinction for Mast ($F = 9.919$, with 1 and 32 df., ***) and 3 ph 2 ($F = 11.552$ with 1 and 9 df., **) is less significant. The males are significantly distinct for all 20 variables. For Koular-Saboya, only the skull measurements and the forearm length could be compared. These data indicate that for both sexes combined, all variables, except Sw ($F = 4.630$ with 1 and 19 df.), are significantly distinct. The absence of significant distinction for Sw ($F = 0.191$ with 1 and 7 df.) can be traced to the females. All their other variables are significantly distinct. In the males from both species, all variables are significantly distinct.

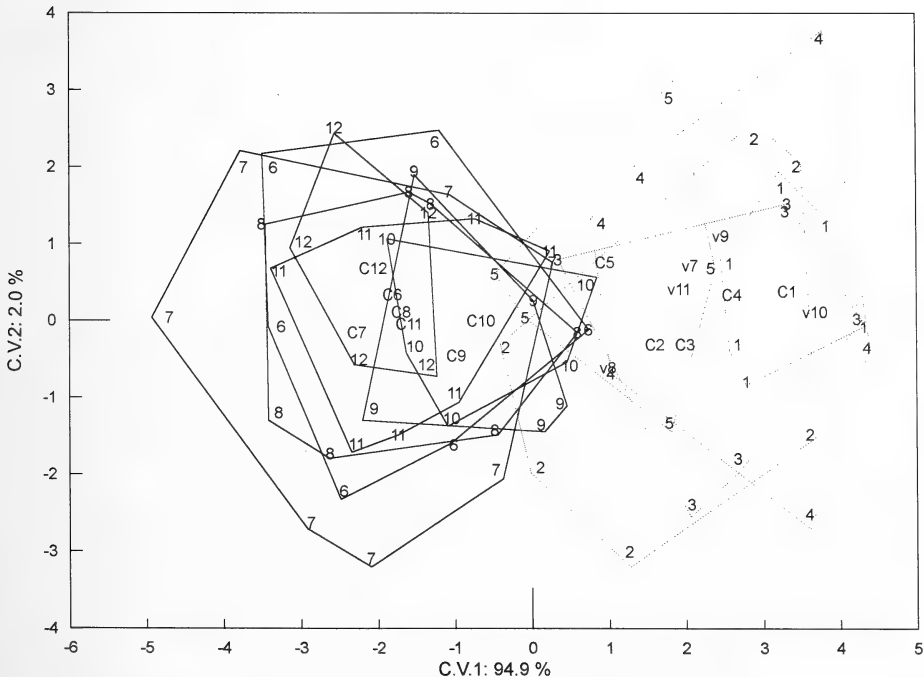


Fig. 3: Canonical analysis on the tooth measurements of 422 West African specimens divided by country (full lines: *N. gambiensis*; dashed lines: *N. thebaica*).

3 ph 2 and 5 ph 2 are the only variables for which the Burkina Faso material (males and females separately and combined) is not significantly distinct. For the females, 3 ph 1 is not significantly distinct either ($F = 2.444$ with 1 and 24 df.). The Oulo material gives almost the same results as for all of the Burkina Faso material, except that the external measurements, excluding Fa, are not significantly distinct. Sw is the only non-significant skull measurement ($F = 2.757$ with 1 and 21 df.).

The Sw is also not significantly distinct in the material from Nigeria. Neither sex of the Nigerian material shows differences for 5 ph 2 ($F = 0.0385$ with 1 and 19 df.). In contrast to the other groups, the males show the largest differences. Besides Sw ($F = 6.033$ with 1 and 17 df.), both Mast ($F = 5.925$ with 1 and 16 df.) and Brain ($F = 5.987$ with 1 and 17 df.) are not significantly distinct.

The previous analyses clearly prove the presence of two distinct species in West Africa: *N. thebaica* and *N. gambiensis*.

An area where many forms have been described is Northeast Africa and the Arabian peninsula. Figure 4 shows the results of a principal components analysis on the external measurements of 77 specimens from northeast Africa, including 39 specimens from Egypt ("1"), 11 from Somalia ("2", including the holotype of *brockmani* ["T1"]), 18 from Sudan ("3"), 6 from South Yemen ("4", including the holotype of *adana* ["T2"]) and 3 from Saudi Arabia ("5", including the holotype ["T3"] and a paratype of *najdiya* ["T4"]). All original variables are positively correlated with P.C., from 0.62 for Tib to 0.93 for Meta 5, indicating that the size of the specimens

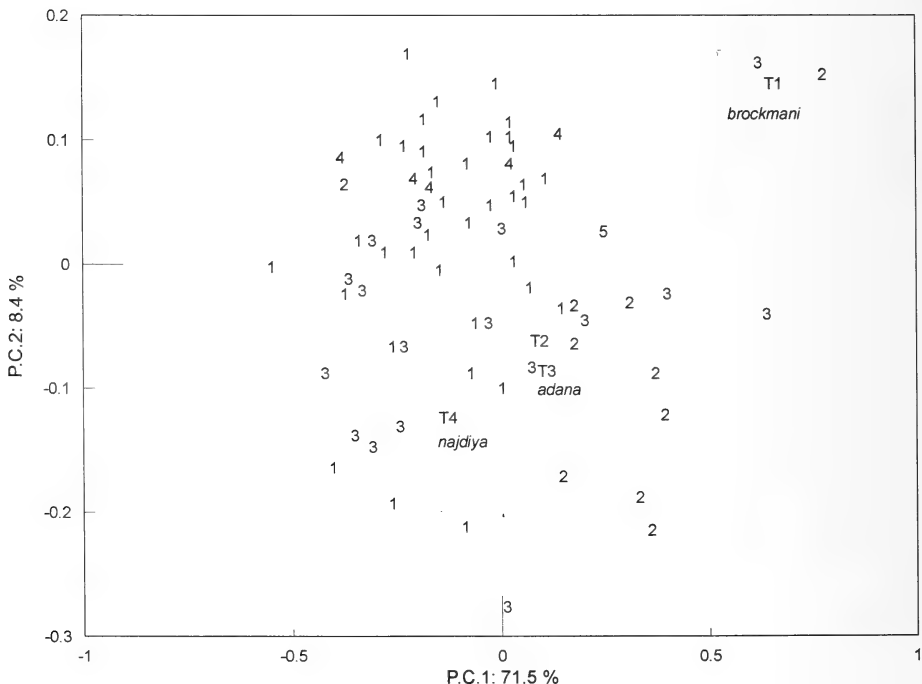


Fig. 4: Principal components analysis on the external measurements of 77 specimens from Northeast Africa (for further details see the text).

increases from left to right. 3 ph 2, 5 ph 1, 5 ph 2 and Tib are correlated positively with P.C.₂, whereas all other variables are correlated negatively with this axis. The graph shows that specimens from Egypt, South Yemen and Saudi Arabia are very uniform, and resemble one another close by. Both type specimens of *najdiya* closely resemble the one from *adana*, suggesting that both forms should be considered synonyms. Most specimens from Somalia and Sudan can also be found in the same area of the graph. However, one specimen from Sudan and two specimens from Somalia — including the holotype of *brockmani* — score very high on both P.C.₁ and P.C.₂. This indicates that these specimens are exceptionally large and possibly different from all other *N. thebaica* forms from this area.

For northeast Africa, one can conclude that *adana* and *najdiya* are conspecific. Furthermore, *brockmani* might represent a different form, but because of a lack of material, its status cannot be adequately determined.

The literature on southern African *N. thebaica* regularly refers to two major forms: a larger *damarensis* and a slightly smaller *capensis*, both of which were considered valid species at one time. Our analyses on specimens from the Republic of South Africa and Botswana revealed the possible presence of two size classes in both countries. In the first country, 8 specimens from Kersbos Farm and a few others from neighbouring localities are slightly larger than most of the remaining specimens. In Botswana, larger specimens were found to occur in Drodsky cave. These larger specimens might represent *damarensis*.

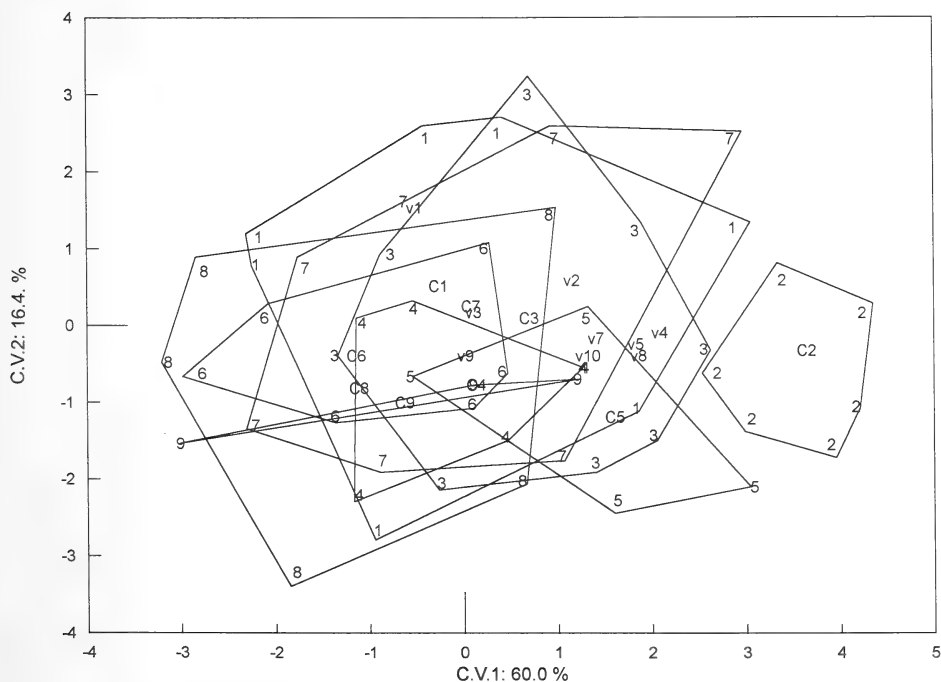


Fig. 5: Canonical analysis on the skull measurements of 283 specimens from southern Africa, divided by country.

All of the available specimens from the southern African region were used in a canonical analysis on the skull measurements. The groups in figure 5 represent the following countries (with the number of specimens in the group given between brackets): 3 = Namibia (44), 6 = Zambia (12), 7 = Zimbabwe (41), 8 = Mozambique (54), and 9 = Angola (3). For the reason mentioned above, the specimens from the Republic of South Africa and Botswana are divided into two separate groups. These groups are: 1 = South Africa: small specimens (92), 2 = South Africa: Kersbos Farm et al. (15), 4 = Botswana: Drodsky Cave (10), and 5 = Botswana: small specimens (12). Most of the original variables are correlated positively with $C.V._1$ — from 0.21 for $c-m^3$ to 0.98 for Mand. Cbl, Zyg and Mast are correlated negatively with this axis. The positive and negative correlation values indicate that the first axis does not represent size.

Figure 5 also shows most groups largely overlap, even both groups from Botswana. Only the two groups from South Africa do not overlap, more specific the Kersbos Farm group scores highest of all on $C.V._1$. However, since almost all the members of this group are females, the aberrant position of this group could result from an extreme sexual dimorphism rather than from a form difference.

The most important specimens from the East African region originate from Tanzania, and are subjected to a principal components analysis on the skull measurements. Figure 6 includes a total of 73 specimens: 1 = Bagamoyo (7), 2 = Iraku (4),

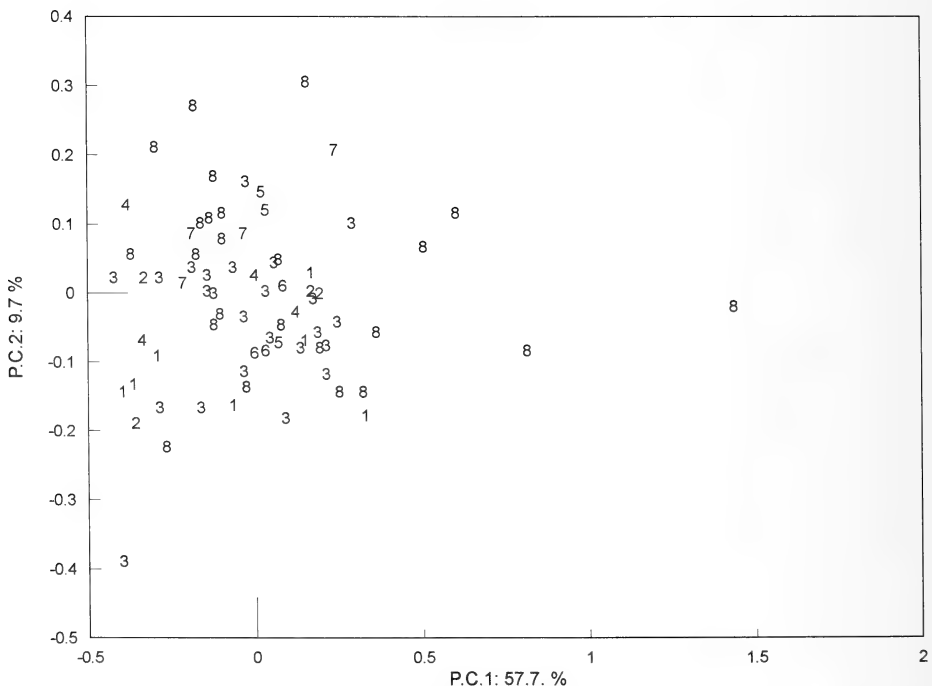


Fig. 6: Principal components analysis on the skull measurements of 74 specimens from Tanzania.

3 = Mikindani (23), 4 = Taveta (4), 5 = Kampi ya mawe (3), 6 = Ol donyo Sambu (3), 7 = Kilosa (4), 8 = 25 specimens from a variety of localities with each less than 3 specimens. The analysis indicates that all original variates are positively correlated with P.C.₁: from 0.44 for Mast to 0.86 for Mand, illustrating that the x axis is an indicator for size. Except for of m^3 - m^3 , all width measurements are positively correlated with P.C.₂.

With the exception of one specimen, which scores very high on P.C.₁, the animals from Tanzania are very similar to one another. This one specimen was collected in the St. Andrews College at Minaki (KU 89943) and all of its measurements are considerably larger than those of the other Tanzanian material. It even falls within the range of *N. macrotis*. However, the shape of the tragus clearly indicates that this specimen belongs to *N. thebaica*.

No significant distinction could be found between the different localities along P.C.₁. Along P.C.₂, the specimens from Kilosa differ significantly from those from Bagamoyo, Iraku and Mikindani. Both sexes, however, are significantly distinct along both P.C.₁ and P.C.₂.

A final canonical analysis is performed on the skull measurements of 818 specimens and is illustrated by figure 7. The group division is as follows: 1 = *N. thebaica* from West Africa (n = 111), 2 = *N. thebaica* from northeast Africa (n = 67), 3 = *N. thebaica* from southern Africa (n = 294), 4 = *N. thebaica* from East Africa (n = 108)

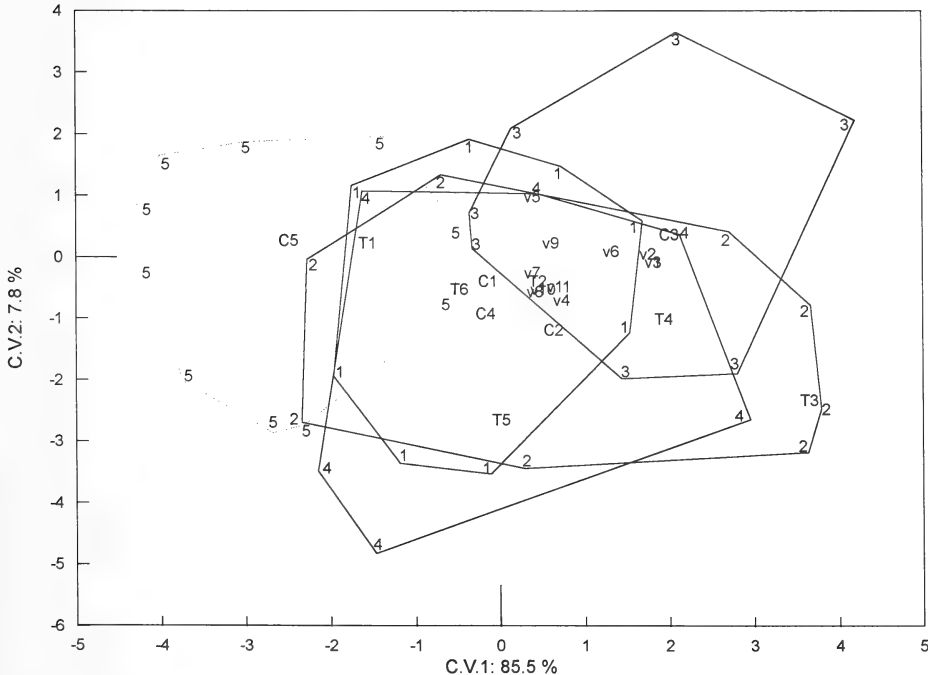


Fig. 7: Canonical analysis on the skull measurements of 818 specimens divided by species and region (dashed line = *N. gambiensi*, full line = *N. thebaica*).

and 5 = *N. gambiensis* from West Africa (n = 238). Separately indicated are: the holotypes of *najdiya* ("T2"), *brockmani* ("T3"), *media* ("T4"), *adana* ("T5") and *gambiensis* ("T1") and a paratype of *najdiya* ("T6"). Except for Sw (-0.84), all variables are correlated positively with C.V.₁, from 0.57 for Zyg to 0.99 for Gl_s and Cbl. Gl_s, Cbl, Sw, Mast, Brain and m³-m³ are correlated positively with C.V.₂. With the exception of southern Africa, which scores rather high on C.V.₂, the different regional groups of *N. thebaica* show a large overlap. *N. gambiensis* shows a considerable overlap with three regional *N. thebaica* groups. The position of the holotype of *brockmani* ("T3"), on the extreme right of the figure, reflects its large size.

Systematic account

As already mentioned in the introduction, the members of the *Nycteris thebaica* group are characterized by bicuspid upper incisors, a low second lower premolar and a uniformly inverted pearshaped tragus. This latter character is the only difference with the *N. macrotis* group.

The members of the *N. thebaica* group have the widest distribution of any African species in the genus *Nycteris*. Except for the rain forest and the centre of the Sahara, they occur in all vegetation types, even in the deserts of the Arabian peninsula.

Three species are distinguished, although for one we lacked material to perform analyses (see further). The two most important species, *N. thebaica* Geoffroy, 1813 and *N. gambiensis* (K. Andersen, 1912), occur sympatrically in ten localities, distributed over six different countries: Guene in Benin, Damongo in Ghana, Nyembaro in Guinea, Afon in Nigeria, Natiaboani, Orodara and Oulo in Burkina Faso, and Diattacounda, Saboya and Koular in Senegal. Based on the very elaborate discussion by Kock (1969), we accept *N. vinsoni* as a third distinct species in this group.

Nycteris thebaica Geoffroy, 1813

Nycteris Thebaicus Geoffroy-Saint-Hilaire, 1813. Description de l'Egypte. Histoire Naturelle. Tome Second: 119-123. — Type locality: Egypt.

Nycteris Geoffroyi Desmarest, 1820. Mammalogie ou description des espèces de Mammifères. Première partie, Paris: 127-128. — Type locality: Podor, Senegal.

Nycteris capensis A. Smith, 1829. Zool. J., 4: 434. — Type locality: Interior of South Africa.

Nycteris affinis A. Smith, 1829. Zool. J., 4: 434-435. — Type locality: South Africa.

Nycteris albiventer Wagner, 1840. Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen. Suppl. I., Leipzig: 439-440. — Type locality: Nubia.

Nycteris discolor Wagner, 1840. Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen. Suppl. I., Leipzig: 440-441. — Type locality: Ecklon, South Africa.

Nycteris fuliginosa Peters, 1852. Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique, Berlin: 46-48. — Type locality: Boror, Mozambique.

Nycteris labiata Heuglin, 1861. Nov. Acad. Caes. Leop.-Carol., 28 (8): 5-6. — Type locality: Cheren, Bogos.

Plecotus aethiopicus Heuglin & Fitzinger, 1866. Sber. Akad. Wiss. Wien (Math. naturw. Classe), 54 (6): 546. — Type locality: Bahr et Abiat (White Nile).

Nycteris geoffroyi Var. *senegalensis* Hartmann, 1868. Zeitschr. Gesellschaft Erdkde., Berlin, 3: 44. — Type locality: Sennaar, Sudan.

Nycteris angolensis Peters, 1870. Monatsb. k. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 903-904. — Type locality: Caconda, Biballe and Rio Coroca, Angola.

Nycteris damarensis Peters, 1870. Monatsb. k. preuss. Akad. Wiss., Berlin: 905. — Type locality: Otjimbingue, Namibia.

Nycteris Revoilii Robin, 1881. Bull. Soc. Pholim. Paris, (7) 5: 90–91. — Type locality: Somalia.

Petalia thebaica adana K. Andersen, 1912. Ann. Mag. nat. Hist., (8) 10: 548. — Type locality: Myba, near Aden.

Petalia damarensis brockmani K. Andersen, 1912. Ann. Mag. nat. Hist., (8) 10: 548. — Type locality: Upper Sheikh, Somalia.

Petalia damarensis media K. Andersen, 1912. Ann. Mag. nat. Hist., (8) 10: 548. — Type locality: Harer, Ethiopia.

Petalia (Nycteris) thebaica aurantiaca de Beaux, 1923. Atti Soc. ital. Sci. nat., 62: 91–96. — Type locality: Archers Post, Kenya.

Nycteris thebaica Koopman, 1975. Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 154 (4): 379. [Lapsus].

Nycteris thebaica najdiya Nader & Kock, 1982. Senckenberg. biol. 63: (1/2): 9–15. — Type locality: Dir'iyah, Saudi-Arabia.

N. thebaica has the largest distribution of any species of the genus: it occurs over almost the entire African continent with the exception of the centre of the Sahara and the rain forest (figure 8). This species is found even in the deserts of the Arabian peninsula up to Israel and is the easternmost *Nycteris* species of the Ethiopian region. Its distribution on the African continent is also remarkable. It ranges along the Nile to the Mediterranean Sea. However, its occurrence in Morocco is very difficult to explain. Probably Moroccan localities are a result of an upward distribution from Senegal. Only very few collections have been made in the countries between Senegal and Morocco. Only Qumsiyeh & Schlitter (1981) report on some details of specimens from Mauritania, but their collection only contains *N. hispida*.

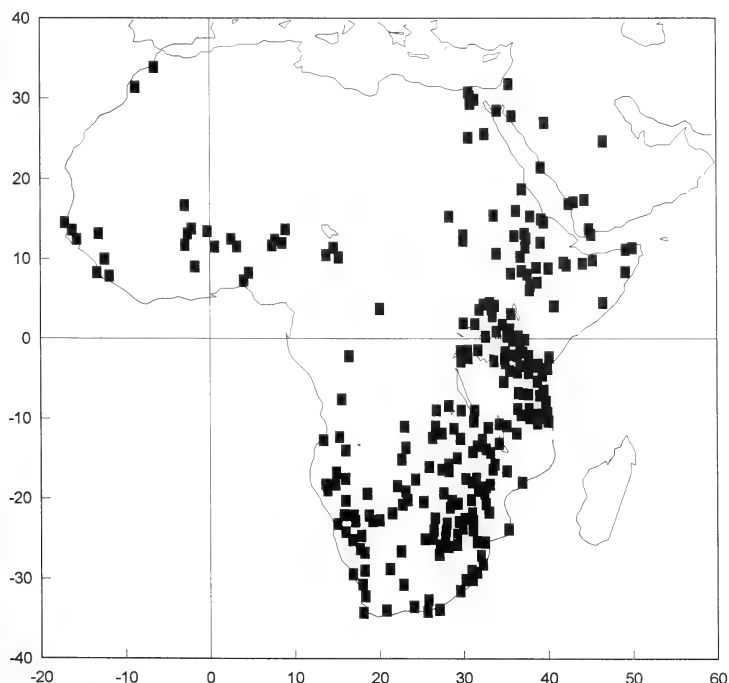


Fig. 8: Distribution map of *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1813.

The presence of *N. thebaica* on the island of Corfu (Ellerman, Morrison-Scott & Hayman 1953, Toschi & Lanza 1959, Koopman 1970, Atallah 1977, Van den Brink 1978) can be traced to a misclassified specimen in the Naturhistorisches Museum in Vienna (NMW 27873, collected on 11 april 1914 by dr. R. Lohr). The specimen label bears a correction, changing the locality in "Egypt".

The colour of this species is very variable: from light grey, sometimes almost albino white on the belly of animals collected in deserts and semi-deserts (e.g., Egypt, Sudan, Saudi Arabia, Yemen, Botswana and Senegal), over beige (e.g., Egypt, Ethiopia, Ghana, Guinea, Burkina Faso, Morocco, Mozambique, Nigeria, Kenya, Senegal, Namibia, Benin and Togo) and reddish brown (e.g., Kenya, Mozambique, Zimbabwe and South Africa) to dark brown for animals from Ethiopia, Egypt, Guinea, Burkina Faso, Malawi, Sudan and Zambia. Therefore, the conclusion is that the colour of *N. thebaica* does not follow a certain geographical pattern. The only possible conclusion is that animals from dryer areas are lighter.

Table 1 shows that the forearm length is considerably smaller than usually accepted in literature: 34.2 to 50.7 mm as opposed to 42 to 53 mm (Hayman & Hill 1971) and 42.5 to 49 mm (Ellerman, Morrison-Scott & Hayman 1953). The ranges of measurements given by Rosevear (1965) for Fa and Gl's are also higher than our data for West Africa (see table 3); whereas those for Zyg agree very well with the ones given by Rosevear: Gl's: 19–20 mm; Zyg: 10.5–11.5 mm; c-m³: 6.2–6.9 mm and m³-m³: 6.8–7.5 mm.

Tables 2 and 3 indicate that most forms resemble each other for the measurements taken. Only *brockmani* is somewhat larger, in skull as well as external measurements. The forearms of the syntype of *fuliginosa* from the BM and the holotype of *dama-rensensis* are a little longer than the forearm of *brockmani*. The *damarensensis* specimen

Table 1: Measurements of *N. thebaica* (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	19.12	0.67	17.0	21.2	869
Cbl	16.90	0.65	15.1	18.7	816
Sw	7.50	0.39	6.1	9.0	834
Zyg	11.12	0.43	9.8	12.9	823
Mast	8.93	0.46	6.1	10.1	856
Brain	8.62	0.35	7.5	9.6	899
c-m ³	6.26	0.32	5.0	7.5	1016
c-c	4.65	0.25	3.7	6.0	982
m ³ -m ³	7.04	0.34	4.7	8.5	979
Mand	12.52	0.47	10.6	14.4	974
c-m ₃	6.87	0.32	6.0	8.4	994
Fa	44.52	2.32	34.2	50.7	1164
Meta 3	33.02	2.13	28.0	39.7	456
3 ph 1	23.74	1.51	19.4	27.6	447
3 ph 2	23.27	1.84	17.0	27.8	435
Meta 4	35.12	2.12	26.4	40.7	441
Meta 5	35.50	1.97	28.2	42.1	438
5 ph 1	12.71	0.90	9.4	15.4	435
5 ph 2	11.30	0.97	8.4	14.4	429
Tib	21.99	1.37	16.8	26.5	627

even has the longest first phalange of the third finger (3 ph 1). However, the remaining measurements of these specimens are smaller and agree with those of the other type specimens. The syntype of *fuliginosa* from the RMNH is relatively small: c-m³, m³-m³, Mand, c-m₃ and Fa have the smallest value of all types, whereas c-c only has a smaller value for the holotype of *capensis* and *damarensis*.

Table 2: Measurements of the type material of *N. thebaica*. Part I. 1: *thebaica*, 2: *capensis*, 3: *fuliginosa* (RMNH), 4: *fuliginosa* (BM), 5: *labiata*, 6: *damarensis*.

Var	1	2	3	4	5	6
Gls	----	----	----	----	----	----
Cbl	----	----	----	----	----	----
Sw	----	----	----	7.1	----	----
Zyg	----	----	----	----	----	----
Mast	----	----	----	----	----	----
Brain	----	----	----	----	----	----
c-m ³	----	----	5.9	6.2	6.0	6.8
c-c	----	4.0	4.2	4.6	4.7	4.0
m ³ -m ³	----	6.8	6.8	7.0	7.1	7.0
Mand	----	----	11.2	12.0	12.2	13.2
c-m ₃	----	7.0	6.4	6.6	6.6	7.5
Fa	43.7	43.7	42.5	46.4	44.3	48.8
Meta 3	----	34.5	----	33.5	----	37.8
3 ph 1	----	24.8	----	23.0	----	25.4
3 ph 2	----	21.0	----	22.2	----	24.0
Meta 4	----	37.0	----	----	----	34.9
Meta 5	----	35.8	----	36.2	----	38.7
5 ph 1	----	11.5	----	12.8	----	12.7
5 ph 2	----	10.6	----	----	----	11.5
Tib	----	19.4	----	24.5	----	21.4

Table 3: Measurements of the type material of *N. thebaica*. Part II. 7–8: paratypes *revoilii*, 9: *adana*, 10: *brockmani*, 11: *media*, 12: holotype *najdiya*, 13: paratype *najdiya*.

Var	7	8	9	10	11	12	13
Gls	----	----	18.5	20.8	19.6	19.3	18.8
Cbl	----	----	16.6	18.4	17.4	17.2	16.9
Sw	----	----	7.3	7.9	7.6	7.9	7.9
Zyg	----	----	11.3	12.1	11.6	11.0	10.6
Mast	----	----	8.4	9.1	8.8	8.5	8.3
Brain	----	----	8.4	9.0	8.8	8.3	8.0
c-m ³	----	----	6.6	7.1	6.3	6.4	6.4
c-c	----	----	4.6	5.0	4.7	4.5	4.4
m ³ -m ³	----	----	7.4	7.6	7.1	7.4	7.0
Mand	----	----	12.6	13.9	12.7	12.9	12.4
c-m ₃	----	----	7.4	7.6	6.8	7.0	6.9
Fa	45.0	44.7	45.3	45.5	44.8	44.7	43.7
Meta 3	----	----	33.9	38.2	34.2	35.0	32.1
3 ph 1	----	----	22.7	25.1	24.8	23.0	23.3
3 ph 2	----	----	23.6	26.2	22.2	24.0	23.2
Meta 4	----	----	36.0	39.7	35.9	36.4	34.0
Meta 5	----	----	36.0	40.1	36.1	36.9	34.1
5 ph 1	----	----	12.5	14.0	13.7	11.5	11.0
5 ph 2	----	----	11.2	13.8	11.3	10.9	11.1
Tib	----	----	21.7	25.2	24.6	22.0	20.0

Since this species is distributed over such a vast area, tables 4 through 8 present the standard statistical data for specimens from the various African regions.

The very large distribution of this species and the very large range of colours has resulted in the description of numerous different forms. Besides *N. thebaica*, only *N. gambiensis* and *N. vinsoni* are here retained as valid species.

Table 4: Measurements of *N. thebaica* from West Africa (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	18.68	0.43	17.7	19.6	154
Cbl	16.51	0.40	15.6	17.5	155
Sw	7.42	0.29	6.6	8.2	153
Zyg	10.81	0.32	10.0	11.8	134
Mast	8.80	0.40	7.4	9.5	161
Brain	8.31	0.27	7.7	9.0	163
c-m ³	6.18	0.25	5.3	6.9	172
c-c	4.56	0.18	4.0	5.1	166
m ³ -m ³	6.94	0.23	6.3	7.9	165
Mand	12.38	0.31	11.7	13.3	168
c-m ₃	6.77	0.23	6.0	7.4	171
Fa	43.98	1.31	39.2	47.4	187
Meta 3	33.05	1.34	28.4	36.1	63
3 ph 1	22.71	0.96	20.1	24.7	62
3 ph 2	21.99	1.36	17.1	25.0	60
Meta 4	34.35	1.48	30.1	38.5	62
Meta 5	34.64	1.32	30.6	38.0	61
5 ph 1	12.59	0.58	10.9	14.0	60
5 ph 2	10.92	0.67	8.4	12.5	60
Tib	22.24	1.06	19.4	24.9	63

Table 5: Measurements of *N. thebaica* from northeast Africa (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	19.01	0.73	17.4	20.8	99
Cbl	16.80	0.76	15.1	18.5	96
Sw	7.50	0.41	6.3	8.4	93
Zyg	11.04	0.51	10.0	12.2	100
Mast	8.67	0.42	7.7	9.6	100
Brain	8.42	0.36	7.8	9.3	106
c-m ³	6.23	0.35	5.1	7.1	123
c-c	4.69	0.26	4.0	5.4	122
m ³ -m ³	7.02	0.36	6.0	8.3	122
Mand	12.51	0.62	10.9	14.1	118
c-m ₃	6.89	0.37	6.1	7.9	122
Fa	43.46	2.61	34.2	50.4	193
Meta 3	32.21	2.20	28.0	39.7	124
3 ph 1	23.19	1.53	19.4	27.5	120
3 ph 2	23.09	1.79	17.0	27.8	117
Meta 4	34.11	2.02	30.4	40.0	119
Meta 5	34.85	1.91	30.9	40.0	119
5 ph 1	12.25	0.88	9.8	14.9	120
5 ph 2	11.23	1.00	8.8	14.4	118
Tib	21.90	1.42	17.8	26.2	136

Although most authors mention 1818 as date of description for *N. thebaica*, it should be 1813 (e.g., Anderson & De Winton 1902, Kock 1969). In that year, Geoffroy published two papers (1813a, 1813b), in which he mentions the name *N. thebaica*, although the description in “De l’organisation et de la détermination des Nyctères, une des familles de Chauve-souris” (1813b) is very brief.

Table 6: Measurements of *N. thebaica* from East Africa (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	18.56	0.48	17.0	20.6	156
Cbl	16.34	0.43	15.3	18.0	141
Sw	7.38	0.40	6.5	8.6	157
Zyg	10.94	0.40	10.0	12.9	151
Mast	8.63	0.42	7.2	9.5	151
Brain	8.49	0.27	7.8	9.4	163
c-m ³	6.03	0.27	5.0	7.0	189
c-c	4.53	0.24	3.7	5.6	176
m ³ -m ³	6.77	0.32	4.7	8.3	179
Mand	12.15	0.37	10.6	13.7	172
c-m ₃	6.64	0.26	6.1	8.0	180
Fa	42.85	1.59	37.3	47.0	211
Meta 3	31.91	1.52	28.4	36.7	92
3 ph 1	23.15	1.03	20.9	25.9	89
3 ph 2	22.50	1.40	19.4	26.8	87
Meta 4	34.36	1.63	30.9	38.4	88
Meta 5	34.83	1.52	31.6	38.9	88
5 ph 1	12.49	0.73	9.4	14.5	86
5 ph 2	10.93	0.86	9.1	12.9	86
Tib	22.24	1.62	18.9	26.5	89

Table 7: Measurements of *N. thebaica* from Central Africa (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	18.68	0.46	17.9	19.9	21
Cbl	16.24	0.33	15.7	17.0	19
Sw	7.51	0.36	6.8	8.4	20
Zyg	11.13	0.52	10.5	12.8	24
Mast	8.43	0.38	7.9	9.4	20
Brain	8.62	0.30	8.2	9.6	24
c-m ³	6.04	0.36	5.5	7.1	27
c-c	4.61	0.42	4.2	6.0	25
m ³ -m ³	6.97	0.45	6.5	8.5	26
Mand	12.34	0.60	11.8	14.4	27
c-m ₃	6.77	0.47	6.3	8.4	27
Fa	42.72	1.58	36.6	45.5	30
Meta 3	31.98	1.40	29.2	35.1	21
3 ph 1	23.45	0.77	21.6	24.7	22
3 ph 2	21.93	1.02	20.3	24.4	20
Meta 4	34.86	1.41	32.5	37.6	22
Meta 5	34.63	1.47	32.3	37.4	22
5 ph 1	12.40	0.75	11.2	14.0	20
5 ph 2	10.94	0.72	9.1	12.5	21
Tib	21.48	1.20	19.3	23.9	24

Nycteris geoffroyi Desmarest, 1820 seems to have posed a problem for many authors. Allen (1939) says that *N. geoffroyi* might possibly include *N. thebaica* and *N. macrotis*. Rosevear (1965) and Kock (1969) make *N. geoffroyi* a synonym of the later *N. macrotis* Dobson, 1876, which is nomenclatorically inappropriate. The holotype of *N. geoffroyi* cannot be located and is presumed lost (see already Andersen 1912). The original description is very vague on the shape of the tragus, here found to be a key character:

"=... oreillon petit, appliqué au bord interne du dedans de la conque, de forme arrondie ou en cuiller, en étant deux fois aussi large que haut, sa face antérieure étant velue; ...".

"=... tragus small, connected to the inner side of the ear, rounded or spoonshaped and twice as wide as long, its front side is hairy ...".

The rounded shape could indicate a resemblance with *N. thebaica*, because the tragus of *N. macrotis* always has a clearly flattened top. The collection site of the type specimen does not reveal any additional information, because both species occur in Senegal. The presence of a very old specimen of *N. thebaica* in the RMNH (nr 27933), originating from the "Red Sea" and labelled *N. geoffroyi* might lead to a solution for the problem. Another old specimen of *N. thebaica* in the BM (nr 7.1.1.336), identified as "*N. senegalensis*", also has an inverted pearshaped tragus. "*N. senegalensis*" was originally described as *N. geoffroyi* Var. *senegalensis* by Hartmann in 1868, although he refers to Desmarest (1820). However, in the latter paper, no indication of *senegalensis* could be found. The above data appear to indicate that *geoffroyi* Desmarest, 1820 as well as *senegalensis* Hartmann, 1868 are synonyms of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. It is further remarkable that neither Kock (1969), nor Koopman (1975) mention this form.

Table 8: Measurements of *N. thebaica* from southern Africa (in mm).

Var	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	19.52	0.51	18.0	21.2	432
Cbl	17.31	0.50	15.9	18.7	400
Sw	7.57	0.39	6.1	9.0	405
Zyg	11.30	0.34	9.8	12.3	408
Mast	9.18	0.34	8.1	10.1	418
Brain	8.83	0.24	8.2	9.5	435
c-m ³	6.40	0.28	5.5	7.4	494
c-c	4.73	0.22	3.9	5.4	481
m ³ -m ³	7.20	0.29	6.2	8.4	476
Mand	12.71	0.39	11.2	14.0	478
c-m ₃	7.00	0.27	6.2	7.7	482
Fa	45.87	1.97	37.5	50.7	532
Meta 3	34.84	1.57	30.6	38.6	147
3 ph 1	25.04	1.12	22.2	27.6	145
3 ph 2	24.61	1.55	20.8	27.8	143
Meta 4	36.82	1.82	26.4	40.7	142
Meta 5	37.02	1.75	28.2	42.1	141
5 ph 1	13.35	0.79	11.4	15.4	139
5 ph 2	11.82	0.96	9.1	13.7	136
Tib	21.97	1.33	16.8	26.1	306

Only Smith (1829) and Wagner (1855) consider *N. affinis* Smith, 1829 as a valid species. More recent authors always regarded it as a synonym of *N. capensis* Smith, 1829, *N. capensis capensis* Smith, 1829 or *N. thebaica capensis* Smith, 1829, according to the status they gave to *N. capensis*. Wagner (1840) claimed it to be a synonym of *N. hispida* (Schreber, 1774), but expressed some reservation. This is confirmed in his later work (Wagner 1855), in which he regards *N. affinis* as a valid species.

Already in 1855, Wagner claimed *N. albiventer* Wagner, 1840 to be a synonym of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. Thereafter only Aharoni (1944) accepted it as a valid subspecies of *N. thebaica* Geoffroy, 1813.

Hartmann (1868) is the first to make *N. discolor* Wagner, 1840 a synonym of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. Subsequent authors considered *N. discolor* to be a synonym of *N. capensis* Smith, 1829 or of *N. thebaica capensis* Smith, 1829. Wagner himself, already proposed that *discolor* might belong to *N. capensis* (Wagner 1840).

Dobson (1880) claimed *N. fuliginosa* Peters, 1852 to be a synonym of *N. angolensis* Peters, 1870, probably because the material is almost exclusively from Angola, a decision that is nomenclatorically inappropriate. Other authors place *fuliginosa* in the synonymy of *N. capensis* Smith, 1829 or *N. thebaica capensis*, Smith 1829.

Allen (1939) makes *N. labiata* Heuglin, 1861 a synonym of *N. revoilii* Robin, 1881, which does not agree with the regulations of nomenclature on priority. Most other authors accept *labiata* as a subspecies of *N. thebaica* Geoffroy, 1813.

As mentioned in an earlier paper (Van Cakenberghe & De Vree 1985), Anderson & De Winton (1902: 109–110) and Kock (1969: 94) are followed, who consider *Plecotus aethiopicus* Heuglin & Fitzinger, 1866 — a nomen nudum — to be a synonym of *N. thebaica* Geoffroy, 1813.

Allen (1939) claims *N. angolensis* Peters, 1870 to be a synonym of *N. thebaica thebaica* Geoffroy, 1813, whereas other authors (e.g., Ellerman, Morrison-Scott & Hayman 1953, Kock 1969) still believe it to be a valid subspecies of *N. thebaica* Geoffroy, 1813.

Only Allen & Lawrence (1936) consider *revoilii* Robin, 1881 as a valid subspecies of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. More recent authors mention *N. revoilii* as synonym of *N. thebaica labiata* Heuglin, 1861 or of *N. thebaica thebaica* Geoffroy, 1813.

Except for the type locality, no other records are available for *N. damarensis media* (K. Andersen, 1912). Kock (1969) and Koopman (1975) consider this form as synonym of *N. thebaica brockmani* (K. Andersen, 1912).

Hayman & Hill (1971) consider *aurantiaca* (de Beaux, 1923) to be a synonym of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. Kock (1969) and Koopman (1975) claim it to be a synonym of *N. thebaica labiata* (Heuglin, 1861), whereas Rosevear (1965) says it is only a colour phase, lacking even subspecific value.

Hayman & Hill (1971) consider *N. madagascariensis* Grandidier, 1937 to be an island form of *N. thebaica* Geoffroy, 1813. In a previous paper (Van Cakenberghe & De Vree 1985), we showed it to be a synonym of *N. macrotis* Dobson, 1876.

Literature citations

In this section, we try to give a complete summary of all literature data found on the representatives of *Nycteris thebaica*, with an accent on the distributional data. All records are given under the combination of names given by the different authors, without any interpretation.

We do refer to remarks made by other authors, but these might be criticized as well as the original references. If the author did not mention the name *Nycteris*, this is indicated by "(as *Petalia*)". For every combination or names, all references are given in a chronological order. For every author the country and the locality of origin of the material are indicated. The data, for which an older reference was given, are indicated by e.g., "(see Seabra 1909)".

The synonymy proposed by the author is also mentioned in the list, e.g., "*affinis* = *thebaica capensis*", meaning that the author regards *N. affinis* as a synonym of *N. thebaica capensis*; "*capensis* = *thebaica capensis*" means that the author retains *N. capensis* only as a subspecies of *N. thebaica*.

Nycteris affinis Smith, 1829

Smith (1829): Republic of South Africa: TYPE — Wagner (1840): *affinis* = *hispida* (?) — Wagner (1855): Republic of South Africa: Cape — Peters (1871): *affinis* = *capensis* — Dobson (1878): *affinis* = *capensis* — Allen (1939): *affinis* = *capensis* — Roberts (1951): *affinis* = *capensis capensis* — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): *affinis* = *thebaica capensis* — Kock (1969): *affinis* = *thebaica capensis*.

Nycteris albiventer Wagner, 1840

Wagner (1840): Nubia = Dongola according to Koopman 1975: TYPE — Wagner (1855): *albiventer* = *thebaica* — Heuglin & Fitzinger (1866): Sudan: Sennaar, Nubia — Hartmann (1868): *albiventer* = *thebaica* — Dobson (1878): *albiventer* = *thebaica* — Anderson & de Winton (1902): *albiventer* = *thebaica* — Cabrera (1903): *albiventer* = *thebaica* — Allen (1939): *albiventer* = *thebaica thebaica* — Bodenheimer (1958): *albiventer* = *thebaica* — Harrison (1964a): *albiventer* = *thebaica* — Rosevear (1965): *albiventer* = *thebaica* — Kock (1969): *albiventer* = *thebaica thebaica* — Koopman (1975): *albiventer* = *thebaica thebaica*.

Nycteris angolensis Peters, 1870

Peters (1871): Angola: Caconda, Biballa, Rio Coroca: TYPE — Dobson (1878): *angolensis* = *thebaica* — Peters (1879): Zanzibar: Ndi (Taita) — Dobson (1880): *angolensis* = *thebaica* — Giglioni (1888): *angolensis* = *thebaica* — Anderson & de Winton (1902): *angolensis* = *thebaica* (?) — Allen (1939): *angolensis* = *thebaica thebaica* — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): *angolensis* = *thebaica angolensis* — Hayman (1967): *angolensis* = *thebaica* — Kock (1969): *angolensis* = *thebaica angolensis* — Hayman & Hill (1971): *angolensis* = *thebaica*.

Nycteris capensis Smith, 1829

Smith (1829): Interior of South Africa and East coast — Wagner (1855): Interior of South Africa and East coast — Peters (1871): Republic of South Africa: Port Natal, Kaffer country — Dobson (1878): Republic of South Africa: Damaraland, Zambesi river, East Africa, Natal, Zanzibar, Caffraria (*capensis* might be a synonym of *thebaica*, but larger amounts of material are necessary) — Dobson (1880): *capensis* = *thebaica* — Anderson (1881): *capensis* = *thebaica* — Jentink (1888): Republic of South Africa: Cape; Mozambique: Boror (ex *fuliginosa*) — Thomas (1897b): Malawi: Ruarwe — Noack (1889): southern Africa — Neumann (1900): Zanzibar: Mojonj; Tanzania: Usandawe, Irangi, Kilimadjaro — Thomas & Schwann (1905): Republic of South Africa: Jususie valley — Thomas & Wroughton (1908): Mozambique: Tette (as *Petalia*) — Chubb (1909): Zimbabwe: Bulawayo; Zambia: Mazeppa Mine, Gwanda — Seabra (1909): Mozambique: Mocamedes — Andersen (1912): from Zambesia to Transvaal, Zululand, Natal, Pondoland; Angola: Mocamedes, Benguela (as *Petalia*) — Roberts (1913): Republic of South Africa: Port St Johns, Malvern, Fountain Grove, Pretoria, Metlapetsi river — Roberts (1917): Republic of South Africa: Pretoria, Rooikrans, Rustenberg; Mozambique: Guja, lower Limpopo — Jordan & Rothschild (1921): Republic of South Africa: Mfongosi — Kershaw (1922): Malawi: Chiro — De Beaux (1923): Angola: Quissenge, Rio Coroca, Humbe; Cape province (as *Petalia*) — Loveridge (1923): British East Africa: Kilosa, Itende, Igulwe, Suna, Gwao's — Hewitt (1931): Republic of South Africa: Eastern Cape province (as *Petalia*) — Bedford (1932): Republic of South Africa: Mfongosi (Zululand), Albany district (Cape province) — Monard (1935): Angola: Mupanda, Humbe, Sangeué — Cowles (1936): Republic of South Africa: Natal, Umzumbe valley — Jordan (1936): Namibia: Klipfontein — Allen (1939): Republic of South Africa; Mozambique: Boror, 12 mi NW Quellimane — Jobling (1939): Republic of South Africa: near Port Elisabeth, Natal — Asdell (1946): Southern Africa — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Zanzibar coast, Amani, Bagiro, Mkangazi, Kilosa, Kilimanjaro, Irangi, Sandawe, Gulwe, Itende, Suna,

Zagayu — Garnham & Heisch (1953): Kenya; Zanzibar — Hopkins & Rothschild (1953): Republic of South Africa: Klipfontein — Lawrence & Loveridge (1953): Malawi: Mtimbuka — Frechkop (1954): Democratic Republic of Congo: Mabwe, Kaswabilenga, Kateke, Munoi, Kiamokoto — Dekeyser (1955): Republic of South Africa; Angola; Tanzania; S-Cameroon? — Lips & Rodhain (1956): Kenya (see Garnham & Heisch 1953) — Theodor (1957): Namibia: Okahandja; Zimbabwe: Mareppa Mine (Gwanda); Republic of South Africa: Pietermaritzburg — Pienaar (1964): Republic of South Africa: Kruger Park — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): *capensis* = *thebaica* — Hayman (1967): *capensis* = *thebaica* — Verschuren (1967): Uganda: Kisoro; Democratic Republic of Congo: Sinda, Rutshuru, Basse Tumbwe — Kock (1969): *capensis* = *thebaica capensis* — Anciaux de Faveaux (1971): Republic of South Africa: Bishopstowe Cave — Hayman & Hill (1971): *capensis* = *thebaica* — Koopman (1975): *capensis* = *thebaica capensis* — Anciaux de Faveaux (1978a): *capensis* = *thebaica*.

Nycteris capensis brockmani (K. Andersen, 1912)

De Beaux (1923): Eritrea; Somalia (as *Petalia*).

Nycteris capensis capensis Smith, 1829

Shortridge (1934): Republic of South Africa: Worcester, Grahamstown, Klipfontein, Anenous — Roberts (1951): Republic of South Africa: Klipfontein, Anenous, Insusie valley, Hectorspruit, Swellendam, Knysna, Natal, Zululand, Swaziland, Transvaal; Zimbabwe; Mozambique; Malawi; Zambia; Ovamboland.

Nycteris capensis damarensis Peters, 1870

De Beaux (1923): Damaraland, Namaqualand, Lake Ngami, Tette (as *Petalia*) — Shortridge (1934): Namibia: East Caprivi area (Mashi river), Between Chobe valley and Mababa Flats (= Gemsbok Pan + Goho Hills), Karibib, Ukualukasi — Hill & Carter (1941): Angola: Capelongo; Gambos, Humbe (see Bocage 1889), Mossamedes (see Seabra 1909); Mupanda, Sanguene (see Monard 1935) — Roberts (1951): Republic of South Africa: Oranje river, Damaraland, Kaokoveld, Ngamiland, Louisvale, Karibib, Windhoek, Sandfontein, Karolinenhof, Nuitsas, Quickborn Farm, Lake Ngami — Aellen (1952): Damaraland, Namaqualand; Angola; Botswana; Mozambique; Tanzania; Cameroon (see Eisentraut 1941) — Sanborn & Hoogstraal (1953): Yemen: Al 'Asr — Radford (1954): Ethiopia: Asmara — Vercammen-Grandjean & Fain (1958): Ethiopia: Asmara (see Radford 1954) — Vercammen-Grandjean (1964): Ethiopia: Asmara.

Nycteris capensis var. *fuliginosa* Peters, 1852

Seabra (1909): Angola: Mossamedes.

Nycteris capensis media (K. Andersen, 1912)

De Beaux (1923): Ethiopia: Harar (as *Petalia*).

Nycteris damarensis Peters, 1870

Gray (1843): Republic of South Africa: Damaraland (Nomen Nudum) — Peters (1871): Otjibingue: TYPE — Dobson (1878): *damarensis* = *capensis* — Dobson (1880): Damaraland — Andersen (1912): Damaraland, Namaqualand, Lake Ngami, Tette (as *Petalia*) — Thomas (1929): Kaokoveld — Ferris (1930): Namibia: Kaokoveld — Bedford (1932): Namibia: Kaokoveld (see Ferris 1930) — St. Leger (1936): Namibia: Klein Winkhoek — Jobling (1939): Namibia Kaokoveld — Eisentraut (1941): Cameroon (these animals probably belong to *N. arge*, see Aellen 1952, Eisentraut 1956 retains them as *N. major*) — Toschi (1956): *damarensis* = *thebaica damarensis* — Hayman (1967): *damarensis* = *thebaica* — Kock (1969): *damarensis* = *thebaica damarensis* — Hayman & Hill (1971): *damarensis* = *thebaica*.

Nycteris damarensis brockmani (K. Andersen, 1912)

Andersen (1912): Somalia: Upper Sheikh: TYPE; Ethiopia (as *Petalia*) — De Beaux (1923): *damarensis brockmani* = *capensis brockmani* — Allen & Lawrence (1936): Kenya: Voi — Allen (1939): Somalia: Upper Sheikh; from Somalia to Ethiopia — Funaioli (1959): *damarensis brockmani* = *thebaica brockmani* — Hayman (1967): *brockmani* = *thebaica* — Kock (1969): *brockmani* = *thebaica brockmani* — Hayman & Hill (1971): *damarensis brockmani* = *thebaica brockmani* — Koopman (1975): *brockmani* is at least a subspecies of *thebaica*.

Nycteris damarensis damarensis Peters, 1870

Andersen (1912): Damaraland; Namaqualand to Lake Ngami and Tette (as *Petalia*) — Allen & Loveridge (1933): Tanzania: Saranda (Ugogo) — Allen (1939): Namibia: Otjimbingue, Damaraland — Swynnerton & Hayman (1951): Namibia: Otjimbingue; Tanzania: Saranda.

Nycteris damarensis media (K. Andersen, 1912)

Andersen (1912): Ethiopia: Harar: TYPE (as *Petalia*) — De Beaux (1923): *damarensis media* = *capensis media* — Allen (1939): Ethiopia: Harar; Abyssinia — Hayman (1967): *media* = *thebaica* — Kock (1969): *damarensis media* = *thebaica brockmani* — Hayman & Hill (1971): *media* = *thebaica* — Largen, Kock & Yalden (1974): *damarensis media* = *thebaica brockmani* (?) — Koopman (1975): *damarensis media* = *thebaica brockmani*.

Nycteris discolor Wagner, 1840

Wagner (1840): Republic of South Africa: Cape: TYPE — Wagner (1855): Republic of South Africa: Cape — Heuglin & Fitzinger (1866): N-Nubia; Batn-el-Hadjar — Hartmann (1868): *discolor* = *thebaica* — Peters (1871): *discolor* = *capensis* — Dobson (1878): *discolor* = *capensis* — Allen (1939): *discolor* = *capensis* — Roberts (1951): *discolor* = *capensis capensis* — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): *discolor* = *thebaica capensis* — Kock (1969): *discolor* = *thebaica capensis* — Koopman (1975): *discolor* = *thebaica capensis*.

Nycteris fuliginosa Peters, 1852

Peters (1852): Mozambique: Boror, 12 mi NW Quelimane: TYPE — Wagner (1855): Mozambique: Boror — Peters (1866): Zanzibar Coast — Peters (1869): Zanzibar coast — Peters (1870): Angola: Rio Coroca, Biballe, Caconda (= *angolensis*, see Peters 1871) — Peters (1871): Shupanga (Zambesi), Zanzibar coast — Dobson (1878): *fuliginosa* = *capensis* — Dobson (1880): *fuliginosa* = *thebaica* — Jentink (1888): *fuliginosa* = *thebaica* — Noack (1889): *fuliginosa* = *capensis* — Neumann (1900): *fuliginosa* = *capensis* — Thomas & Wroughton (1908): *fuliginosa* = *capensis* — Moreau & Pakenham (1940): *fuliginosa* = *capensis* — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): *fuliginosa* = *thebaica capensis* — Kock (1969): *fuliginosa* = *thebaica capensis*.

Nycteris geoffroyi Desmarest, 1820

Desmarest (1820): Senegal: Podor: TYPE — Wagner (1840) (1855): *geoffroyi* = *thebaica* — Heuglin & Fitzinger (1866): Sudan: Sennaar; (Here *N. geoffroyi* Var. *senegalensis* Desm. Mammal. p. 127 is mentioned as synonym, but this name does not occur in Desmarest 1820) — Hartmann (1868): Sudan: Sennaar — Peters (1871): *geoffroyi* = *thebaica* — Dobson (1878): *geoffroyi* = *thebaica* — Giglioni (1888): *geoffroyi* = *thebaica* — Jentink (1888): *geoffroyi* = *thebaica* — Anderson & de Winton (1902): *geoffroyi* = *thebaica* — Cabrera (1903): *geoffroyi* = *thebaica* — Allen (1939): *geoffroyi* = *macrotis* — Rosevear (1965): *geoffroyi* = *macrotis* or *thebaica* — Kock (1969): *geoffroyi* = *thebaica* (?).

Nycteris labiata Heuglin, 1861

Heuglin (1861): Ethiopia: Cheren, Bogos: TYPE — Hartmann (1868): Ethiopia: Cheren — Peters (1871): *labiata* = *thebaica* — Dobson (1878): *labiata* = *thebaica* — Jentink (1888): *labiata* = *thebaica* — Anderson & de Winton (1902): *labiata* = *thebaica* — Cabrera (1903): *labiata* = *thebaica* — Allen (1939): *labiata* = *revoilii* !!! — Moreau, Hopkins & Hayman (1946): Ethiopia: Cheren — Kock (1969): *labiata* = *thebaica labiata* — Koopman (1975): *labiata* = *thebaica labiata*.

Nycteris revoilii Robin, 1881

Robin (1881): Somalia: TYPE — Anderson & de Winton (1902): *revoilii* = *thebaica* — Trouessart (1904): northern Somalia — Allen (1911): Kenya: Guaso Nyiro (as *Petalia*) — Andersen (1912): Ethiopia; Somalia; British East Africa; Uganda; (maybe *revoilii* = *labiata*) (as *Petalia*) — Lönnberg (1916): British East Africa: Juja Farm — Loveridge (1922): British East Africa: Morogoro, Mpapua — Kershaw (1924): Ethiopia: Bahr dar Giorgis (south Lake Tsana) — Allen & Loveridge (1933): Tanzania: Unyangayi (Turu), Madehani mountains — Allen (1939): Somalia; Ethiopia: Keren — Rode (1941): Somalia — Moreau, Hopkins & Hayman (1946): northern Somalia, north of 10 degrees N. — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Morogoro, Mpwapwa, Unyang'anyi, Madehani — Harrison (1960): Kenya: Guaso Nyiro,

Elgoni, Kirui — Anonymous (1965): Uganda: Mbale, Bugisu — Hayman (1967): *revoilii* = *thebaica* — Kock (1969): *revoilii* = *thebaica labiata* — Hayman & Hill (1971): *revoilii* = *thebaica* — Largen, Kock & Yalden (1974): *revoilii* = *thebaica labiata* — Koopman (1975): *revoilii* = *thebaica thebaica* — Kock (1981a): *revoilii* = *thebaica*.

Nycteris thebaica Geoffroy, 1813

Geoffroy (1813a): Egypt: TYPE (as *N. thebaicus*) — Smith (1834): Egypt; Republic of South Africa — Wagner (1840) (1855): from Egypt to Senegal — Rüppell (1842): North-Africa — Gray (1843): Egypt — Hartmann (1863): Egypt: Denderah; Nubia; Bir-el-Gabrah — Gray (1866): Africa — Heuglin & Fitzinger (1866): Egypt; Nubia — Hartmann (1868): Egypt: Denderah, Thebe, Qom-Ombû, Edfu, Wâd i-Siba'a, Dindir; Sudan: Kitchland — Peters (1871): Ethiopia: Keren — Dobson (1878): Egypt — Dobson (1880): Egypt; Abyssinia; Angola; Pokomoland; Damaraland; Zambezi; Natal; Zanzibar; Mozambique — Anderson (1881): Egypt: Karnak; South and East Africa — Rochebrune (1883): Senegal: Thionk, Sorres, Leybar, Gandiole, Dagana, Podor — Dobson (1885): Aden — Nehring (1886): Northeast Africa; Arabia; Egypt — Monticelli (1887): Aden, Dahlak archipelago, Massaua — Giglioni (1888): Ethiopia: Assab — Jentink (1888): Egypt; Abyssinia; Azum (ex *labiata*); Red Sea (ex *geoffroyi*) — Bocage (1889): Angola: Quanza, Quissanga, Rio Caroca, Caconda, Gambos, Humbe — Noack (1889): entire Africa — True (1892): Tanzania: Kilimandjaro — Matschie (1895): Tanzania: Tanga, Bagamoyo, Vikindo in Usaramo, Kilimandjaro, Klein-Aruschua, Derema, Irangi (see Neumann), Usandawi, Wualaba, Bukoba and West Africa — Yerbury & Thomas (1895): South Yemen: Aden, Lahej — Pousarges (1896): Congo: Kemo — Matschie (1897): Zanzibar and the continental coast and the innerlands and the east coast of Lake Victoria; Lake Nyasa — Sjöstedt (1897): Cameroon: Yaounde — Thomas (1897a): Somalia: Lugh — Seabra (1900): Angola: Galanga, Umpungoana (Manica), Quissange — Thomas (1900): South Yemen: Myba — Anderson & de Winton (1902): Egypt: Karnak, Khayzan, Luxor, Gizeh, Thebe; Sudan: Sennaar, Kordofan, Dongola; Saudi Arabia: Hadramut; Somalia: Mount Wagga — Cabrera (1903): Rio Muni (= Equatorial Guinea; according to Cabrera 1908 these animals belong to *N. arge*) — Trouessart (1904): Northeast Africa; Egypt; Abyssinia — Senna (1905): Ethiopia: Agordat, Godeflassi, Adi Guhebo, Adi Ugri, Adi Caie, Cheren, Dahlak Archipelago (see Monticelli 1887); Assab (see Giglioni 1888); Angola; Zanzibar; Sinai; Arabia; Aden — Schwann (1906): Botswana: Kuruman — Lönnberg (1908): British East Africa: Kibonoto, Ngare na nyuki — Bonhote (1909): Egypt: Fayum — Seabra (1909): Mozambique: Cazengo, Mossamedes — Drake-Brockman (1910): Somalia: Upper-Sheikh (Guban) — Thomas (1910): Tanzania: Taveta (as *Petalia*) — Hollister (1918): Kenya: Kilimandjaro — Thomas & Hinton (1921): Egypt: Farniso near Cairo; Niger: Zinder — De Beaux (1923): Egypt: Cairo, Sinai; Korosco; Somalia: Lugh; Zanzibar; Kere; Setit; Agordat; Nora ilsand (as *Petalia*) — De Beaux (1924): Somalia: Lugh — Ruxton (1926): Kenya: River Kerio Suk — De Beaux (1930): Ethiopia: Agordat — Zammarrano (1930): Somalia: Basso Giuba — De Beaux (1931): Ethiopia: Rorom — Monard (1935): Angola: Galangè, Catumbela (see Seabra 1900) — Zimara (1935): Senegal: Tabadienke — Flower (1932): Egypt: Thebe, Karnak, Khayzan (see Anderson & de Winton 1902), Giza, Fayum, Birket Qarum — Braestrup (1935): Mali: Timbuktu — Jeannin (1936): Cameroon — Moreau & Pakenham (1940): Zanzibar — Eisentraut (1941): Cameroon: Mubenge-Isongo — Rode (1941): Egypt — Allen & Loveridge (1942): Tanzania: Mbanje (these animals might belong to *N. thebaica fuliginosa*) — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): Republic of South Africa: Cape province, Klein Namaqualand (Goodhouse, Klipfontein, Port Nolloth, Garies), near Lambertsbaai, Swellendam, Knysna, Louisvale, Kuruman, Zululand, Natal, Swaziland, Transvaal (Rustenberg, Pietersburg, Pretoria, Hectorspruit, Kruger Park [Skukuza]); Namibia; Angola; Zimbabwe; Zambia; Malawi; Mozambique; Tanzania; Kenya; Somalia; Ethiopia; Zaire; Egypt; Palestina; Arabia; Corfou — Rosevear (1953): from Gambia to Aden and Angola — Ellerman (1954): Republic of South Africa: Cape province, Namaqualand (Garies, Goodhouse, Port Nolloth, Klipfontein), near Lambertsbaai, Swellendam, Knysna, Louisvale, Kuruman, Natal, Zululand, Transvaal (Pietersburg, Pretoria, Rustenburg, Hectorspruit), Skukuza — Stresemann (1954): Egypt: Alexandria, Bulak — Wassif & Hoogstraal (1954): Egypt: Sinai, Khayzan, Giza, Faiyum — Dekeyser (1955): Arabia; Egypt; Angola; Cameroon; Northern Nigeria; Ghana; Gambia and the area of the great lakes — Felten (1956): Namibia: 140 km SE of Windhoek — Möhres & Kulzer (1956): Egypt — Davis (1957): Tongaland — Verschuren (1957): Zaire: Tunga river, Mabwe, Kaswabilenga, Kateke, Munoi, Kiamakoto — Bodenheimer (1958): Israel: Beit Shan — Chapman (1958): Tanzania: Rukwa valley — Funaioli (1959): Somalia: Basso and Alto Giuba (see Thomas 1897a, De Beaux 1924 and Zammarrano 1930) — Harrison (1959): Zimbabwe: 30 mi E of Chirundu, Belingwe, Wallaby Claims, Filabussi, Makwiro, Sebakwe, Bulawayo, Kasempa Boma, 20

mi NW of Eshowe — Toschi & Lanza (1959): Egypt; Arabia; Israel; Sudan; Kenya; Somalia; Angola; Nigeria; Congo; Cameroon; Corfu; Morocco — Ansell (1960): Zambia: to Barotse — Harrison (1961): Zambia: Chilanga — Blanc, Delage & Ascione (1962): Morocco: Cherrat, Goulimine — Kulzer (1962): Kenya: Lembeni — Brosset (1963): Morocco: near Rabat (see Panouse 1958) — Hanney (1963): Malawi — Wassif & Madkour (1963): Egypt — Rees (1964): Tanzania: Ulanga district — Child (1965): Tanzania: Kilimandjaro — Coetzee (1965): Republic of South Africa: Lydenburg-Nelspruit, Rooiberg-Monscha-neng, Kimberley-Kuruman-Upington, King Williamstown-Uitenhage; Namibia — Ingles (1965): Zambia: Chimbembe Pontoon — Rosevear (1965): Egypt; Nubia; Sudan; Cameroon: Buea, Yaoundé; Nigeria: Kano; Niger: Zinder; Namibia: 90 mi SE of Windhoek — Verschuren (1965a): Rwanda: Kagera Park, Kionga, Kakitumba, Mishushu — Verschuren (1965b): Tanzania: Musabi, Ngelehek, Bologonja, Grum-metti, Handajega — Hayman, Misonne & Verheyen (1966): Rwanda: Kionja, Kisenyi, Muluchu, Kagera Park; Zaire: Kaswabilenga, Kateke river, Tschambi, Rutshuru, Sindo river, Tumbwe, Kakanda, Kapolowe, Kasenga Road (km 67), Mukuen, Tungu, Kakitumba, Albert Park — Hayman (1967): Morocco; Egypt; from Guinea to Cape and Arabia, Israel, Corfu — Verschuren (1967): Zaire: Kisenyi, Mutwanga — Harmsen & Jabbal (1968): Kenya: Ologesaillie — Maa (1968): Mozambique: Jangamo, Muchena, Vila Gamito; Botswana: Drodsky Cave — Kock (1969): Egypt: Cairo, 80 km S of Cairo, Saqqara; Sudan: Nubia, Kordofan; Ethiopia: Lake Langano; Namibia: Kowas, Mariënthel; Tanzania: Arusha, Ol Donyo Sambu, Madabo, Mbamba, Iraka, Mikindani; Zaire: Kapolowe, Lubudi — Koopman (1970): Tropical Africa; Morocco; Egypt; SW-Asia; Corfu — Lanza & Calloni (1970): Somalia — Bourquin, Vincent & Hitchins (1971): Republic of South Africa: Hluhluwe Game Camp, Umfolozi Game Reserve — Funaioli (1971): Somalia — Grubb (1971): Ghana: Weila — Hayman & Hill (1971): Morocco; Egypt; from Guinea to Cape and Arabia, Israel, Corfu — Hill & Morris (1971): Ethiopia: Lake Chamo — Poulet (1972): Senegal: Nord Ferlo — Barus (1973): Egypt — Fain (1974): Namibia: Khomas Heights — Largen, Kock & Yalden (1974): Ethiopia: Keren, Nora island, Assab, Asam river, Agordat, Godolefassi, Adi Guhebo, Adi Ugri, Adi Caie, Harar, Setit river, Rorum plains, Saganeiti, Bahr der Giorgis, Asmara, 4 km S of Dire Dawa, Lake Langano, Mabil + 10 km W, Gondar, Ghibbey Valley, Gallabat, NE Lake Chamo, Didessa river Bridge — Seal & Makey (1974): Africa and Arabia — Viellard (1974): Chad: Zouar (Tibesti) (see Toschi 1954) — Fenton (1975): Zimbabwe: Atlantica Ecological Research Center. — Khalil (1975): Tanza-nia: Kisarawe — Koopman (1975): Sudan: Torit, 36 mi S of Torit, Murukurun, Mura, Loa, Nimule, Katuluru, Lobira, Terangole, Madial, Nagichot, Tungu, Luem, Lokwi, Shukole, Lawudo, Lake Nyibor, Senaar, Nubakka, Jebel Toro, Erkovit, Gallabat, Dongola (see Anderson & de Winton 1902), Batn-el-Hadjar (see Heuglin & Fitzinger 1866) (Koopman uses the name *N. thebaica*) — Lynch (1975): Republic of South Africa: Christiana — Peterson & Nagorsen (1975): Zimbabwe: Triumph Mine near Lake McIlwaine, Umtali, 112 km W of Birchenough bridge, Garden cave (Zimbabwe Nat. Park) — Adam & Hubert (1976): Senegal: Rosso, Bandia, Saboya, M'Bour, Badi (see Aellen 1965) — Makin (1976): Israel — Anciaux de Faveaux (1976): Rwanda; Zaire: Katanga — Overal & Wingate (1976): Republic of South Africa: Doornhoek Cave, 12 km E Pietermaritzburg — Smithers & Tello (1976): Mozambique: Tete, N of Quellimane, Vila de Martica, Zinave, Limpopo river — Whitaker & Black (1976): Zambia: 10 km NW of Lusaka — Atallah (1977): South of the tropic of Cancer, Morocco, Egypt, Arabia, Israel, Corfu — Fenton et al. (1977): Zimbabwe: Thriumph Mine, 32 km W of Salisbury — Saoud & Ramadan (1977): Egypt: Abu Rawash — Anciaux de Faveaux (1978a): Zaire: Tantara cave, Kondo cave, Lubid cave, Kasende Road (km 60 en 67), Mount Mukwene, Kapolowe, Kiwakishi cave, Kaswabilenga, Kateke, Mabwe, Munoi (see Frechkop 1954); Rwanda: Butare, Birambo cave, Kisenyi, Kamitumba (see Verschuren 1965a); Kenya: Kirui, Elongyi (see Allen & Lawrence 1936); Tanzania: Hadajega (see Verschuren 1965b), Kibonoto (see Lönnberg 1908), Mojoni (see Neumann 1900), Saranda (see Allen & Loveridge 1933), Mkamba bay (see Ansell 1967); Zambia: Chikwa (see Ansell 1967), Luangwa valley (see Ansell 1967), Kasempa (see Ansell 1960), Luambe (see Ansell 1960), Mfuwe, Missale Old Mine (see Ansell 1967); Zimbabwe: Mazeppa Mine (see Chubb); Namibia: Karibib, Ukualukasi (see Shortridge 1934); Egypt: Karnak, Dandara (see Gaisler, Madkour & Pelikan 1972) — Anciaux de Faveaux (1978b): Zaire: Ruisseau cave, Kondo, Lusolo, Lubum-bashi, Mount Mukween, Kapolowe — Ansell (1978): Zambia: Mukuen (see Hayman, Misonne & Verheyen 1966), Mount Kapsuku, Kasane (see Smithers 1971) — Gaisler & Barus (1978): Egypt: Dandara — Koop-man, Mumford & Heisterberg (1978): Burkina Faso: Barga, Dio, Djpologo, Founzan, Koutoura, Natia-boani, Nayouré, Orodara, Oulo, Tatarko; Niger; Mali; Ghana — Rautenbach (1978): forest of southern Africa, the southern treesavannah, the Namib desert and the southern arid areas — Van den Brink (1978): Corfu — Wingate (1978): Republic of South Africa: Doornhoek mine (16 km E of Pietermaritzburg) — Delany & Happold (1979): Senegal: Fété-Olé (see Poulet 1972) — Fenton & Fullard (1979): Zimbabwe:

Sengwa Wildlife Research Area — Howell (1979): Tanzania: Pugu Hills — Corbet & Hill (1980): south of the Sahara, Morocco, Egypt, Israel, Arabia — Fenton & Thomas (1980): Zimbabwe: Sengwa Wildlife Research Area — Howell (1980): Tanzania: Near Kisarawe — LaVal & LaVal (1980): Republic of South Africa: Umdoni Park — Pienaar, Rautenbach & De Graaff (1980): Republic of South Africa: Kruger Park — Robbins (1980): Benin: Guene, Zizonkame — Swanepoel, Smithers & Rautenbach (1980): Southern Africa — Demeter (1982): Ethiopia: Awash National Park — Goff (1982): Tanzania: Kisarawe — Koopman (1982): Egypt: Thebe; Namibia: Israel; Sinai; Egypt; Morocco; Senegal; Benin; Somalia; Kenya; to Republic of South Africa in open vegetation zones; Zanzibar; Pemba — Nader (1982): Saudi Arabia: Dir'yah — Nader & Kock (1982): Sudan: Nubia, Erkowit, Kordofan, Jebel Toro; Ethiopia: 4 km W Didessa Settlement, Lake Langano, Doki Riv. Bridge; Kenya: Mt. Suswa, Gedi Nat. Park 10 km S Diani Beach, Bushwackers Safari Camp; Tanzania: Iraki area, Mikindani, Ol Donyo Sambu, Arusha, Madaba, Mbemba — Fenton et al. (1983): Zimbabwe: Sengwa Wildlife Research Area — Findley & Black (1983): Zambia: Lusaka — Ogen-Odoi (1983): Uganda: Entebbe peninsula — Baeten, Van Cakenberghe & De Vree (1984): Rwanda: Bugarama, Muhabura, Rukira — Herselman & Norton (1985): Republic of South Africa: Abbotsburg, Alice, Amalinda, Atherstone, Bakleisdrijf, Blouputs, Brakkloof, Brandkaros, Compagnies Drift, De Hoop, Despatch, Doringkraal, Doringpoort River, Driefontein, Forest Ranch, Fort Brown, Garies, Glenlea, Goodhouse, Graaff-Reinet, Grahamstown, Grootvadersbos, Hawston, Hester Malan, Hex river, Keikampspoort, Kersbos, Kleinpoort, Kroomie, Lessendrum, Manley Flats, McGregor, Moneysworth, Montagu Cave, Okiep, Port Alfred, Port Elisabeth, Port St Johns, Rangerton, Salem, Sanderg, Sewefontein, Skrik van Rondon, Spitskop, Stones Hill, Twee Rivieren, Vrolijkheid, Welbedacht Mine, Wondergat — Feiler (1986): Angola: Luanda — McLellan (1986): Sudan: Barh-el-Ghazal Province, Wau — Bell (1987): Zimbabwe: near Sengwa Wild Life Research Institute — Happold, Happold & Hill (1987): Malawi: Blantyre, Chiwipina near Chilwa, Ekwendeni Station, Fort Johnston, Karonga, Lengwe N.P., Limbe, Maphra, Mzuzu, Zomba, Chimpeni Estate — Van der Merwe (1987): Republic of South Africa: near Thabazimbi and Potgietersrust (see Rautenbach 1982) — Aldridge et al. (1990): Zimbabwe: Mana Pools National Park — Fenton et al. (1990): Zimbabwe: Mana Pools National Park — Sidiyene & Tranier (1990): Mali: Kidal — McDonald, Rautenbach & Nel (1991a, 1991b): Republic of South Africa: De Hoop Provincial Nature Reserve — Rautenbach & Fenton (1992): Zimbabwe: Mana Pools National Park (see Aldridge et al. 1990), Sengwa, Pafuri — Yom-Tov, Makin & Shalmon (1992): Israel: En Gedi, Neot HaKikar.

Nycteris thebaica adana (K. Andersen, 1912)

Andersen (1912): Myba, Aden: TYPE (as *Petalia*) — De Beaux (1923): Aden (as *Petalia*) — De Beaux (1934): Somalia: Bender Cassim — Scortecci (1937): Somalia: Bender Cassim — Morrison-Scott (1939): Saudi Arabia: Jidda, Najran — Hayman (1941): Jebel Harir — Harrison (1956): Arabia — Funaioli (1959): Somalia: Migiurtinia (see De Beaux 1934, 1937) — Harrison (1964a): Mybar, Jeddah, near Jeddah, Buraiman, Najram, Jizan, Sabiya, Lahej, Dhala, 90 mi N of Aden, Jebel Harir, Aden, Khalla, N of Dhala — Ellerman & Morrison-Scott (1966): south Arabia — Funaioli & Simonetta (1966): Somalia — Kock (1969): *thebaica adana* = *thebaica labiata* — Nader (1975): Saudi Arabia: Jeddah, Najran (see Morrison-Scott 1939), Sabiya, Jizam (see Harrison 1964) — Scaramella (1975): South Yemen; Arabia; Aden; Djibouti; E Ethiopia; Somalia; Kenya — Nader & Kock (1982): Saudi Arabia: Jeddah, Buraiman, Mothra, Ben Yeshdan, Abha, Ahad Rufaida, Sabiya, Jizan Al Jowa, Najran; Yemen: Al Asr; South Yemen: Khalla, Sheikh Othman, near Myba (= Mybar), Lahej, Aden — Harrison & Bates (1989): Oman: Jifjif — Al-Safadi (1991): Yemen: Al-Kadan area.

Nycteris thebaica albiventer Wagner, 1840

Aharoni (1944): Israel: Beisan Plain.

Nycteris thebaica angolensis Peters, 1870

Seabra (1900): Angola: Rio Coroca, Caconda, Catumbella (as *N. thebaica*, Geoffroy, var. *angolensis*, Peters) — Trouessart (1904): Congo; Angola; Pekono; Taita — Monard (1935): Angola: Rio Coroca, Caconda, Huila — Frechkop (1938): Democratic Republic of Congo — Hill & Carter (1941): Angola: Hanha; Rio Coroca, Bibale, Caconda (see Peters 1871); Quissanga (see Bocage 1889), Catumbella (see Seabra 1900), Serra de Seles (see Seabra 1905), Mossamedes, Cazengo (see Seabra 1909) — Schouteden (1947): Democratic Republic of Congo: Lualaba area (see Matschie).

Nycteris thebaica aurantiaca (De Beaux, 1923)

De Beaux (1923): Kenya: Archer's Post: TYPE (as *Petalia (Nycteris) thebaica aurantiaca*) — Frechkop (1938): Kenya — Allen (1939): Kenya: Archer's Post — Monard (1939): Kenya (see De Beaux 1923) — Allen & Loveridge (1942): Kenya: Northern Guaso Nyiro (see De Beaux 1923) — Swynnerton & Hayman (1951): Tanzania: Tanga, Vikindu, Mbanja, Ndarema, Arusha Chini, Kibongoto, Kilimanjaro, Engare Nanyuki, Irangi, Sandawe, Bukoba, Zanzibar, Bagamoyo — Harrison (1960): Kenya: Archer's Post, Guaso Nyiro, Shimoni, Nairobi, Magadi, Cherangani Hills, Kirio Suk river, Loldyka Hills near Nanyuki, Mount Mombassa, Machakos district, Kiambu, Lake Naivasha, Marsabit mountains, Athi river, Gilgil, Mrima Hills, Lake Elmenteita, Voi, Elgon caves, Ol Kalou, Langata — Hayman (1967): *aurantiaca* (de Beaux, 1923) = *thebaica* — Kock (1969): *thebaica aurantiaca* (de Beaux, 1923) = *thebaica labiata* — Hayman & Hill (1971): *aurantiaca* (de Beaux, 1923) = *thebaica* — Koopman (1975): *thebaica aurantiaca* (de Beaux, 1923) = *thebaica labiata* — Cagnolaro (1976): Kenya: Archer's Post (TYPE destroyed).

Nycteris thebaica brockmani (K. Andersen, 1912)

Toschi (1956): Somalia: Candala, Guriasamo (Ahl Mascot) — Funaioli (1959): Somalia: Somalia settle (see Toschi 1956) — Funaioli & Simonetta (1966): Somalia — Largen, Kock & Yalden (1974): Ethiopia: Metahara.

Nycteris thebaica capensis Smith, 1829

Trouessart (1904): Southern Africa from Zambezi to Cape — Wettstein (1918): Sudan: Nubbaka — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): Republic of South Africa: Cape province, Zululand, Transvaal; Zimbabwe; Mozambique; Malawi; Zambia; Tanzania — Davis (1957): Republic of South Africa: Lake Simbu — Skead (1958): Republic of South Africa: Uitenhage and Cradock districts — Swynnerton (1958): Tanzania: Serengeti National Park — Till (1958): Republic of South Africa: Between Tete Pan and Pongola river (Ubombo district, Zululand) — Kulzer (1959): Tanzania: Ol Donyo Sambu (30 km N of Arusha), Arusha — Anonymous (1960): Republic of South Africa: Skukuza, Kruger Park — Krampitz & Anciaux de Faveaux (1960): Kenya coast and Zanzibar (see Garnham & Heisch 1953) — Meester (1960): Republic of South Africa: Loskop Dam National Park — Bateman (1961): Republic of South Africa: Uitenhage, Bredasdorp, Swellendam — Hatt (1963): Zimbabwe: Atlantica Ecological Research Center — Harrison (1964b): Zimbabwe: Zambesi-Cherowe river confluence — Dalquest (1965): Mozambique: Zinave — Ansell (1967): North coast of Lake Kariba, Kapombo, Luambe Game Camp, Mfuwe Game Camp, Petauke, Chikwa, Luangwa valley, Fort Jameson, Missale Old Mine, Livingstone, Kalabo, Lusongazi, Nkamba Bay — Dalquest (1968): Mozambique: Zinave — De Sousa Diaz (1968): Zambesia — Ansell (1969): Zambia: Ngwerere Siding, Namatombwa Hill, Naleza (Blue Lagoon), Leopard's Hill Cave, Chunga, Kalala island — Keymer (1971): Zambia; Kenya (see Garnham & Heisch 1953) — Smithers (1971): Botswana: Drotsky's Cave, Gweta, Kwaai, Livingstone's Cave, Maun, Molopolole, Ngoma, Nokaneng, Satuvi, Sepopa, Serowe — Ansell (1973): Zambia: Chief Chitanda, Muckle Neuk — Laycock (1973): Republic of South Africa: Bishopstowe Tunnel — Wilson (1975): Zimbabwe: Wankie Nat. Park, Shapi, Main Camp — Smithers & Wilson (1979): Zimbabwe.

Nycteris thebaica damarensis Peters, 1870

Seabra (1900): Angola: Gambos, Humbe — Trouessart (1904): South and East Africa, Damaraland — Monard (1935): Angola: Gambos, Humbe (see Bocage 1889) — Ellerman, Morrison-Scott & Hayman (1953): Republic of South Africa: Oranje river, Kaokoveld, Damaraland, Ngamiland, Klein Namaqualand; S. Angola; Tanzania — Harrison (1956): Arabia — Hoesch & Lehmann (1956): Namibia: Okahandja, Otjimbojo/Omaruru — Bauer & Niethammer (1959): Namibia: de Valle, Naukluft — Meester (1962): Namibia: Djab Farm — Hoogstraal & Kohls (1967): Namibia: Uis Tin mine — Smithers (1968): Botswana: Francistown, Serowe, Nokanang, Gweta, Sevuti — Roer (1970): Namibia: Gobabeb — Anciaux de Faveaux (1971): Ethiopia: Asmara — Roer (1971): Namibia: Gobabeb stat. — Roer (1972): Namibia: Khomas heights (E of Windhoek), Neuhof-Kowas Farm (near Windhoek) — Stuart (1975): Namibia: Kuiseb, Gobabeb.

Nycteris thebaica fuliginosa Peters, 1852

Seabra (1900): Angola: Quissange — Trouessart (1904): Mozambique; Zanzibar — Monard (1935): Angola: Quissanges.

Nycteris thabaica labiata Heuglin, 1861

Hill & Morris (1971): Ethiopia: Mabil, 10 mi W of Mabil — Largen, Kock & Yalden (1974): Ethiopia: Gura, east coast Lake Abiata, W coast Lake Langano, Abella, N coast Lake Abaya, Ambo, 6 mi W of Asmara, Dorfu, Torat, Abbyssinia — Koopman (1975): Central and Southern Sudan — Schlitter et al. (1983): Central African Republic: Manovo, Gounda, St.-Floris National Park, 11.5 km NW Koumbala Camp — Aggundey & Schlitter (1984): Kenya: Ndi (see Peters 1878), Taveta (see Thomas 1910), Archer's Post (see De Beaux 1923), Guaso Nyiro (see Allen 1911), Voi (see Allen & Lawrence 1936), Elgoni (see Allen & Lawrence 1936), Kirui (see Allen & Lawrence 1936), Shimoni, Nairobi, Magadi, Cherangani Hills (see Ruxton 1926), River Kerio Suk (see Ruxton 1926), Ladyka Hills, Machakos, Tanganyika, Kiambu, Lake Naivasha, Rongai, Molo, Karen, Eldoret, Marsabit Mountains, Athi river, Gilgil, Yatta Escarpment, Mrima Hill, Lake Elmenteita, Elgon Caves, Ol Kalou, Langata Forest, Ngong Hills, Molo River, Konza, Soysambu, Malindi, Lokori, Watamu, Mount Suswa (see Nader & Kock 1983), Nakuru, Kibwezi, Kijabe, Msambweni Cave, Karibiti, Juja Farm (see Lönnberg 1916), Masalani (see O'Shea & Vaughan 1981), Gedi National Park (see Nader & Kock 1983), 10 km S Diani Beach (Nader & Kock 1983), Ologesailie (Harmsen & Jabbal 1968), Bushwacker's Safari Camp (Nader & Kock 1983).

Nycteris thebaica najdiya Nader & Kock, 1982

Nader & Kock (1982): Saudi Arabia: Dir'iyah.

Nycteris thebaica revoilii Robin, 1881

De Beaux (1923): Northern Somalia (as *Petalia*) — Allen & Lawrence (1936): Kenya: Elgoni, Kirui.

Nycteris thebaica thebaica Geoffroy, 1813

Andersen (1912): Egypt + Sinai (as *Petalia*) — Wettstein (1918): Egypt: Karnak (see Anderson & de Winton 1902) — De Beaux (1934): Somalia — Allen (1939): Egypt; Nubia; Angola: Caconda, Biballe, Rio Coroca; Corfu — Malbrant & Maclatchy (1949): from Egypt to Angola (see Allen 1939); Congo (see Pousargues 1896); Cameroon (see Jeannin 1936) — Aellen (1952): Egypt; North Arabia; Corfou; Angola; Congo (see Pousargues 1896); Cameroon: Yaoundé, Buea (see Sjöstedt 1897; Jeannin 1936); Somalia (see De Beaux 1934); Nigeria: Farniso (see Thomas & Hinton 1921) — Toschi (1954): Egypt; Centre of the Sahara; Zounar (Tibesti) — Sanborn & Hoogstraal (1955): Egypt: Faiyum, Giza, Beheira, Minufiya — Harrison (1956): Arabia — Hoogstraal (1956): Sudan — Aellen (1957): Red Sea; Sudan; Ethiopia; Somalia; Zambia; Egypt; Corfou; Arabia; Palestina — Anciaux de Faveaux (1958): Zaire: Kapolowe — Eisentraut (1958): Tanzania: Dar es Salaam — Panouse (1958): Morocco: Cherrate Wadi — Kulzer (1959): Egypt: Cairo — Macy et al. (1961): Egypt: Abu Sir, Abu Rauwash — Heyneman & Macy (1962): Egypt: Abu Rawash, Abu Sir, Giza; Sudan; Palestina; N Arabia — Hoogstraal (1962): Egypt: Faiyum, Giza, Beheira, Minufiya province — Radovsky & Yunker (1963): Egypt: Abu Rawash — Harrison (1964a): Mount Sinai — Anciaux de Faveaux (1965): Zaire: Tshamakale = Kamishinka (near Mwela Pande, Tenke) near Lubudi-Lusulo, Kyasala, Mototo, Kapolowe — Aellen (1966): Zaire: Mount Né, Tantara — Ellerman & Morrison-Scott (1966): Egypt; Palestina; Corfu; N Arabia — Kock (1969): Egypt: Dendera, Upper Egypt, Thebe, Kom Ombo, Edfu, Wadi Sibaa, Sinai, Khayzan, Karnak, Birket el Quarum, Korosko, Gizah, Seila, Bahr el Roda, Alexandria, Bulak; Chad: Zounar; Sudan: Nubia, Bajuda steppe, Batn el Hadjar, Sennar, Dinder river, Kitch country, Dungola, Nubbaka, Mount Tungu, Erkowit, Jebel Toro, Mesakim Qisar, Nuba mountains — Hill & Morris (1971): Egypt; Sudan: Gondar, Gallabat, Ghibbey Valley — Gaisler, Madkour & Pelikan (1972): Egypt: Karnak, Dandara, Mount Sinai, Alexandria, Buhaira, Minufiya province, Giza, Cairo, Abu Rawash, Abu Sir, Seila, Birket el Qarun, Bahr el Roda, Faiyum, Thebe, Khayzan near luxor, Edfu, Kom Ombo, Wadi Sibaa near Korosko, Karnak — Koopman (1975): Northern Sudan — Atallah (1977): Israel: Beit Shean (see Aharoni 1944); Egypt: Sinai (see Anderson & de Winton 1902); NW Arabia; Corfu — Nader & Kock (1982): Israel: Sulam near Merhavia; Egypt: Abu Rawash, Bulac el Dakrur, Giza, Gizah zoological Garden, Lake Moeris, Upper Egypt, Seila, Cairo, Saqqara, 20 km S Cairo — Qumsiyeh (1985): Egypt: El Khatatba, Kafr Dawud Kom Hamada, Wadi El Natrun 12 mi W, Bulaq El Dakrur, Cairo, Abu Rawash, Gizah, Gizah Pyramids, Saqqara, Wardan, Kom Oshim, Lake Qarun, Seila, Dandara, Luxor, Korosko, Mt Sinai; Israel: Jericho, Merhavaya, Ein Yahav; Sudan: Erkowit.

Specimens examined

Nycteris thebaica E. Geoffroy, 1813

Angola: 8 specimens: Benguela (BM: 1); Bungo (BM: 3); Humbe (MHNG: 1, MSNG: 1); Mount Moks (BM: 1); Sangueve (MHNG: 1);

Benin: 2 specimens: Guene (USNM: 2);

Botswana: 97 specimens: Dibete (SMNS: 1); Drodsky Cave (SMF: 2, USNM: 51); Gemsbok Pan (TM: 1); Ghanzi, 20 mi NE (USNM: 1); Gweta, 18 mi S (HZM: 1); Kanye (ZFMK: 9); Kuruman (BM: 2); Maun (USNM: 4); Mohembo (KU: 4); Lake Ngami (BM: 1); Ngoma, Chobe river (HZM: 1); Sepopa (USNM: 3); Serowe (HZM: 2); Serule (USNM: 3); Toteng (SMNS: 1); Xugana (USNM: 10);

British East Africa: 1 specimen: Jaraungu (BM: 1);

Burkina Faso: 132 specimens: Barga, 9 km NE (USNM: 1); Dio (USNM: 9); Natiaboani (USNM: 74); Orodara, 27 km ENE (USNM: 1); Oulo (USNM: 30); Tatarko (USNM: 17);

Cameroon: 13 specimens: Mokolo (KMMA: 1); Sir (KMMA: 9); Waza (KMMA: 1); Yagoua (KMMA: 2);

Egypt: 94 specimens: ? (BM: 1, NMW: 1, RMNH: 1, SMF: 2, SMND: 1); Abu Rawash (HZM: 1, USNM: 14); Bulaq (BM: 1); Cairo (SMF: 1, USNM: 1); Cairo, 20 km S (SMF: 3); Egypt (RMNH: 2, SMF: 1, ZFMK: 1); Egypt (Holotype *thebaica*, MNHN: 1); Gizeh (BM: 8); Gizeh province (SMNS: 2); Jabal Musa (BM: 1); Kafr Dawud (USNM: 5); Karnak (BM: 2); Khayzan (BM: 1); Kom Hamada (USNM: 5); Komo Shim (USNM: 2); Luxor (BM: 1); Lake Moeris (BM: 1); Saqqara (SMF: 9, USNM: 12); Seila (BM: 8); Thebe (BM: 1); Zokila (USNM: 4);

Ethiopia: 58 specimens: Lake Abaya, N coast (BM: 1); Abella (BM: 1); Abessynia (RMNH: 1, SMF: 1); Lake Abiata, E coast (BM: 1); Adi Caie (MZUF: 4); Agordat (MZUF: 7); Azam (Paralectotype or syntype *labiata*, RMNH: 1); Bahr der Giorgis (BM: 2); Lake Chamo, NE of (BM: 3); Didessa river (BM: 1); Didessa Settlement (SMF: 1); Dire Dawa, 3 km S (OSU: 3); Doki river bridge (SMF: 5); Ghibbey valley (BM: 1); Gondar (BM: 1); Harer (Holotype *media*, BM: 1); Lalibela (MZUF: 4); Lake Langanu (BM: 1, SMF: 2); Lake Langanu, W coast (BM: 1); Mabil (BM: 5); Mabil, 10 km W (BM: 3); Mekinissa (CM: 1); Metahara (BM: 1); Saganeiti (MSNG: 1); Torat (MSNM: 3); Woliso (HZM: 1);

Ghana: 1 specimen: Damongo (USNM: 1);

Guinea: 5 specimens: Nyembaro (SMNS: 4, ZFMK: 1);

Israel: 2 specimens: Jericho, a few miles N (USNM: 1); Sulam (HZM: 1);

Kenya: 80 specimens: Athi river (HZM: 1, USNM: 2); Bushwackers Safari Camp (SMF: 2); Diani Beach, 10 km S (SMF: 1); Diani Forest (RMNH: 1); Eldoret (HZM: 1); Garsen (BM: 1); Gedi national park (SMF: 1); Gilgil (HZM: 1); Karen (BM: 1, HZM: 1); Karen, 10 mi SW (USNM: 5); Karen, 10 mi W (USNM: 2); Karibiti (CM: 3); Mount Kenya (BM: 1); Kerio Suk river (BM: 1); Kiambu (HZM: 3); Kilifi (BM: 4, USNM: 1); Kitale (BM: 1, USNM: 2); Kitale, 18 mi SW (USNM: 2); Kivondo Forest (BM: 1); Kivumoni Forest (BM: 1); Konza (RMNH: 1); Kyangili (RMNH: 1); Laikipia (BM: 1); Lodwar, 100 km S (SMNS: 1); near Loldyka Hills (HZM: 1); Machakos district (BM: 1, KMMA: 2); Magadi (HZM: 1); Marsabit (HZM: 1); Molo river (BM: 1, HZM: 1); Mrima Hill (HZM: 1); Murri (BM: 1); Muumandu (RMNH: 1); Nairobi (NMW: 2); Lake Naivasha (HZM: 4, USNM: 4); Ndi (USNM: 1); Ngombeni (USNM: 1); Ngong (USNM: 3); Rongai (HZM: 1); Shimba Hills (KMMA: 1); Shimoni (CM: 1); Mount Suswa (SMF: 1); Taita (BM: 3); Tamkal Camp (BM: 1); Trans-Nzoia (BM: 1); Yatta Escarpment (HZM: 1);

Malawi: 14 specimens: Chiromo (BM: 8, KU: 2); Livingstonia (BM: 1); Nkhota-Kota (KM: 3);

Mali: 1 specimen: Tombouctou (ZMUC: 1);

Morocco: 21 specimens: Chichaoua (USNM: 7); Chichaoua, 20 km S (USNM: 6); Tagonidert (BM: 1); Tiflet, 21 km W (USNM: 7);

Mozambique: 85 specimens: ? (BM: 1); Boror (BM: 1, syntypes *fuliginosa*, BM: 1, RMNH: 1, RMNH: 1); Guja (TM: 1); Jongamo (USNM: 21); Massangena (USNM: 2); Milepa (BM: Muchena, 10 mi E Massamba (USNM: 2); Tete, 2 mi SE (USNM: 12); Tette (BM: 5); Vila Gamito, 10 km N (TM: 10, USNM: 26); Vila Gouveia (USNM: 1);

Namibia: 153 specimens: ? (SMNS: 3); Arnhem (TM: 6); Berseba (USNM: 5); De Valle/Naukluft (ZFMK: 5); Felsenack/Naukluft (ZFMK: 6); Gobabeb (TM: 2, USNM: 9); Grootfontein (ZMH: 1); Kaoko-Otavi (KM: 1); Karibib (BM: 2, KM: 2); Karolinenhof (BM: 2, KM: 3); Keetmannshoop (USNM: 1, ZMH: 1); Klein Windhoek (BM: 2); Marienthal (SMF: 1); Neuhof-Kowas (SMF: 2); Ngweze (KM: 1); Nuitsas (BM: 9, KM: 8); Oas (BM: NMW: 3); Okahandja (ZFMK: 4, ZMH: 1); Ombombo (BM: 2);

Ondangwa (BM: 2, KM: 1); Oshikanga (TM: 4); Otjimbingue (TM: 2); Otjimbojo (ZFMK: 2); Otjitundua (BM: 21, HZM: 1, KM: 11); Outjo (BM: 3, SMNS: 2); Quickborn (TM: 1); Sandfontein (KM: 1); Swartbooisdrif (BM: 1; KM: 3); Ukualuisi (BM: 3, KM: 3); Ukualukasi (BM: 2, KM: 4); Windhoek (BM: 1, KM: 1);

Niger: 5 specimens: I-N-Gall (KMMA: 1); Park W, 2 km E Tapoa (USNM: 1); Zinder (BM: 3);

Nigeria: 32 specimens: Afon (USNM: 2); Farniso (BM: 1); Ibadan (USNM: 1); Karaduwa (USNM: 3); Panisau (USNM: 19); Sokoto, 12 mi N (USNM: 6);

Republic of South Africa: 213 specimens: ? (BM: 1, OSU: 1); Babanango, 15 km NNW (TM: 2); Bishopstowe Cave, Pietermaritzburg (TM: 2); Blyde river canyon national reserve (TM: 1); Bordeaux Farm (TM: 4); Cape (RMNH: 1); Cape of Good Hope (NMW: 1); Cape province (NMW: 1); Damaraland (Syntype *damarensis*, BM: 1); Dordrecht Farm (TM: 2); Duivelskloof (TM: 1); Durban (BM: 1, KBIN: 1); Dzundwini (TM: 1); Eshowe (TM: 1); Fountain Grove, Pretoria (BM: 1, TM: 4); Fountains, Pretoria (USNM: 1); Garies (KM: 1); Goodhouse (KM: 5, TM: 1); Graaff Reinet, 23 mi SE (USNM: 1); Greefswald Farm (TM: 3); Grootvadersbosch (TM: 5); Hectorspruit (TM: 8); Hillaries, nr Durban (HZM: 6); Hluhluwe (ZFMK: 3); Huwi Private Nature Reserve (CM: 1; TM: 6); Ingwavuma (TM: 1); Insuzi river (BM: 8); Itala Game Reserve (TM: 2); Kaap river (BM: 1); Keikamspoort Farm (TM: 3); Kersbos Farm (TM: 8); Kleinpoort Grahamstown (TM: 10); Klipfontein (BM: 2); Komatipoort (TM: 1); Kruger Park (TM: 2); Lamberts Bay (KM: 3); Letaba Ranch (TM: 9); Levuvhu Hippopool (TM: 1); Leydsdorp (TM: 3); Loskopdam Nature Reserve (TM: 6); Louisvale (BM: 4, KM: 1); Malensan Singwetse nature reserve (TM: 4); Malvern (BM: 1, TM: 2); Mayirl, Durban (HZM: 1); Matupa Cave, Pretoriuskop area, KNP (TM: 1); Messina (TM: 1); Moketsi (TM: 4); Mooigenoeg Farm (TM: 5); Mooiplaas Farm (TM: 1); Mutale river (TM: 1); Natal (TM: 3); Nduму Game Reserve (TM: 2); Olifantspoort Farm (TM: 2); Ottershoop (USNM: 1); Pietermaritzburg (SMF: 3); Port Alfred (NMW: 1); Port Elisabeth (NMW: 1); Port Nolloth, 15 mile inland (KM: 1); Port St Johns (BM: 2); Port St Johns district (TM: 5); Potchefstroom (BM: 2); Pretoria (TM: 1); Punda Mana Camp, KNP (TM: 1); Rochdale Farm (TM: 1); Rooikrans Rustenburg (TM: 5); Rooikrans Waterberg (TM: 4); Sabi Riv. (BM: 2); Ten Bosch Estates (TM: 5); Thabazimbi, 16 mi SE (USNM: 10); Transvaal (BM: 1); Welgevonden Farm (TM: 5); Zebediela, Howell Davies Cave (TM: 1);

Rwanda: 16 specimens: Akagera Park (KBIN: 10); Butare (KBIN: 2); Kidaho (KMMA: 2); Muhabura (KMMA: 1); Rukira (KMMA: 1);

Saudi Arabia: 20 specimens: Buraiman (BM: 1); Dir'iyah (Holotype and paratype *najdiya*, SMF: 2); Jeddah (BM: 4); Jizan (BM: 2); near Khalla (HZM: 7); Najran (BM: 3); Sabiya (BM: 1);

Senegal: 22 specimens: ? (BM: 1); Badi (MHNG: 1); Bandia (ZFMK: 3); Diattacounda (ZFMK: 7); Koular (MNHN: 1); M'Bour (MHNG: 1); Saboya (MNHN: 8);

Sierra Leone: 2 specimens: Freetown, Hillstation (BM: 1); Mongberi (BM: 1);

Somalia: 29 specimens: Bender Cassim (MSNM: 4); Callis (MZUF: 8); Candala (MSNM: 1); El-Bur (MSNM: 1); Hargeisa (BM: 2); Mijertein (MSNM: 1); Ruspoli (BM: 1); Somalia (MNHN: 1); Somalia (Paratype *revoilii*, MNHN: 2); Upper Sheikh (BM: 7, Holotype *brockmani*, BM: 1);

South Yemen: 25 specimens: Aden (BM: 5); Dhala, 90 mi N of Aden (BM: 1); Lahej (BM: 4); Myba (BM: 4); Myba (Holotype *adana*, BM: 1); Sheikh Othman (HZM: 9); Wadi Sawawin (HZM: 1);

Sudan: 49 specimens: En Nabbaka (NMW: 1); Erkovit (BM: 3); Gallabat (BM: 2); Imatong (SMNS: 2, ZMUC: 1); Jebel Toto (SMF: 1); Khartoum of Sennaar (NMW: 2); Kordofan (SMF: 3); Loa (ZMUC: 2); Lobira (ZMUC: 3); Luem (ZMUC: 1); Madial (ZMUC: 1); Nagishot (ZMUC: 1); Sennaar (NMW: 1); Torit (ZMUC: 15); Torit, 80 km E (SMNS: 1); Mount Wagga (BM: 9);

Swaziland: 2 specimens: Balegane (BM: 1); Big Bend (TM: 1);

Tanzania: 281 specimens: Amani (TM: 1); Arusha (SMF: 2); Bagamoyo (RMNH: 20); Banagi Hill (BM: 2); Bologonja (KBIN: 1); Bugagi, Zanzibar (BM: 1); Bungi, Zanzibar (BM: 2); Dar es Salaam (KMMA: 2, ZFMK: 3, ZMH: 1); Grummetti (KBIN: 1); Gulwe Station (BM: 2); Handajega (KBIN: 4); Ikungi (BM: 1); Iraku (SMF: 10); Itende (BM: 4); Kampi ya Mawe (BM: 4); Karugu (BM: 4); Kilondoni (BM: 4); Kilosa (BM: 2, HZM: 4, KM: 2, USNM: 1); Kilwa (HZM: 9); Kisarawe (BM: 2, USNM: 5); Kizimkazi, Zanzibar (BM: 3); Lembeni district (ZFMK: 1); Likawage (BM: 1); Lipumba (SMND: 1); Liwale (BM: 2, HZM: 17, SMF: 1); Madaba (SMF: 1); Mangangachi (BM: 1); Lake Manyara (BM: 2); Mayjombo (BM: 1); Mbemba (HZM: 1, SMF: 2); Mbeni, Zanzibar (BM: 3); Mount Meru (BM: 2); Mikindani (SMF: 39, ZFMK: 11); Mikumi (KMMA: 1); Mikumi-Morogoro Road (HZM: 2); Minaki, St Andrews College (KU: 1); Morogoro (BM: 2); Mto-wa-Mbo (BM: 2); Muhange (BM: 1); Muheza (ZMUC: 16); Musabi (KBIN: 2); Mwaya (BM: 1); Nachingwea (HZM: 1); Nakibou (BM: 1); Namumbulu (BM: 4); Ndara Hills (BM: 3); Ngelehek (KBIN: 1); Noamania (BM: 1); Ol Donyo Sambu (SMF: 7); Pugu Forest (ZMUC: 10); Rondo

Flat (KMMA: 1); Sagaya (BM: 1); Same (SMNS: 1); Seronera (BM: 1); Soga (ZFMK: 3); Songomano (BM: 2); Southern province (BM: 3); Suna (BM: 1); Takaungu (BM: 1); Tandamanga (BM: 7); Tanganika (BM: 1); Taveta (BM: 5); Tendaguro (BM: 2); Tengeru (BM: 1); Ulanga (HZM: 2); Unyanganyi (MCZ: 7); Zanzibar (BM: 1); Zinga (BM: 2);

Uganda: 13 specimens: Amiel (BM: 3); Bulaganya, 3 mi S (BM: 1); Burisifwe Gombolola (BM: 1); Kama Tin Mine (BM: 1); Kampala (BM: 1); Karamoja district, S of (BM: 1); Mbale (BM: 3); Moruita (BM: 1); Moyo (BM: 1);

Democratic Republic of Congo: 29 specimens: Albert Park (KBIN: 6); Kakanda (BM: 1, KMMA: 1); Kakyelo (KMMA: 3); Kapolowe (KMMA: 4, SMF: 2); Kasenga Road, km 36 (KMMA: 1); Kasenga Road, km 67 (KMMA: 1); Kaswabilenga (KBIN: 1); Kateke KBIN: 1; Lubudi (SMF: 1); Mahagi Port (BM: 1); Mukwen (KMMA: 1); Ndwa (KMMA: 1); Mount Ne (BM: 1, MHNG: 1); Tantara (MHNG: 1); Tungu (KBIN: 1);

Zambia: 80 specimens: Balovale (BM: 1, KM: 1); Chibembe Pontoon, 1/2 mi S (BM: 5); Chikundulu river (BM: 1); Chilanga (HZM: 1); Chinzombo (SMF: 2); Chipata (KM: 5); Chisorwe, Luano valley (BM: 1); Dzala Cave, 14 mi NE of Lusana (BM: 1); Kafue river (HZM: 1); Kasama (HZM: 3); Luambe Game Camp (HZM: 1); Luangwa (HZM: 1); Luangwa Myamadzi (HZM: 2); Lunga Pontoon (BM: 2, KM: 2); Lunzi river (BM: 1); Lusaka (HZM: 3); Lusingazi Game Camp (BM: 1); Mansa (HZM: 1); Masali Mine (BM: 5); Mbala (HZM: 7, KM: 1); Missale Old Mine (BM: 1, HZM: 6); Monze (BM: 4, KM: 5); Mporokuso-Mweruwantipa (HZM: 3); N'Dola (BM: 3); Ndulumina (HZM: 1); Ngwerere Cave (SMF: 1); Petauke (BM: 1, KM: 1); Solwezi Boma (BM: 3); Wenela (BM: 2);

Zimbabwe: 80 specimens: Bindura (HZM: 1); Bulawayo (USNM: 1); Chipangayi river (HZM: 1); Chirinda Forest (USNM: 1); Chirisa Cave (TM: 1); Falls Road (TM: 16); Filabusi, 14 mi W (HZM: 3); Gourlay Block (BM: 1); Gwanda (BM: 2); Haroni-Lusitu confluence (HZM: 1); Mount Kapovka (BM: 1); Kyle Game Reserve (USNM: 12); Mazoe (BM: 9); Lake Mcllwaine (HZM: 2); Odzi district (BM: 1); Porte-Angwa Junction (HZM: 1); Rhodos Inyanga Nature Park (TM: 1); Between Rusape and Inyanga (HZM: 1); Rusito Forest (TM: 1); Mount Selinda (USNM: 1); Sinoia (BM: 1); Umtali district (BM: 1);

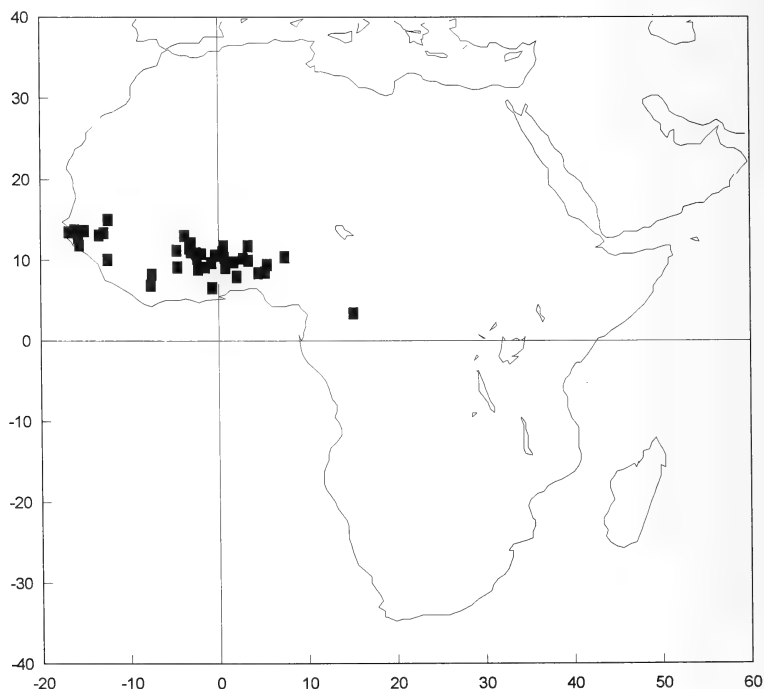


Fig. 9: Distribution map of *Nycteris gambiensis* (K. Andersen, 1912).

Umtali Old Mine (TM: 14); Vumba Road (HZM: 2); Wallaby Claims, Filabusi (BM: 1); Zambesi-Cherowe Junction (HZM: 2); Zambesidal, Matabeleland (SMNS: 1);

Unknown country: 20 specimens: ? (BM: 3, KBIN: 1, RMNH: 2, USNM: 1); ? (Holotype *capensis*, BM: 1); Afrique du Sud (KBIN: 1); E Africa (BM: 1, NMW: 1); Goho Hills (TM: 1); Jebel Harir (BM: 2); Matubatuba, Zululand (TM: 1); N Africa (SMNS: 1); Nubia (SMF: 1); Red Sea (RMNH: 1); Red Sea (*geoffroyi*) (RMNH: 1); Shupanga (BM: 1);

Nycteris gambiensis (K. Andersen, 1912)

Petalia gambiensis K. Andersen, 1912. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 10: 548. — Type locality: Dialocote, Senegal.

The distribution area (see figure 9) of *N. gambiensis* is more limited than this of *N. thebaica*. It only occurs in the West African savannas, where both species are found sympatrically in a number of localities.

The colour of *N. gambiensis* is less variable than that of *N. thebaica*, varying between dark beige and dark brown (see also Rosevear 1965).

Our measurements of the forearm length (35.1 to 44.0 mm, see also table 9) indicate much lower values than those given in the literature: Rosevear (1965) and Hayman & Hill (1971) mention 39 to 43 mm, Eisentraut & Knorr (1957) 40 to 42.5 mm and Monard (1939) 40 to 43 mm. This is also true for the greatest length of the skull: (Gls — 16.6 to 18.5 mm) as opposed to 18 to 19 mm (Rosevear 1965) and 18 to 18.9 mm (Eisentraut & Knorr 1957).

The very large overlap between the measurements of *N. gambiensis* and *N. thebaica* from West Africa (see tables 4 and 9), makes it sometimes difficult to separate these species. Some authors (e.g., Kock 1969 and Koopman 1975) consider *gambiensis* as a synonym of *N. thebaica*, because of the even larger overlap between *N. gambiensis* and northeast African *N. thebaica* (table 5). Koopman (1982) reconsiders this and lists *gambiensis* again as a separate species. However, the clear multivariate

Table 9: Measurements of *N. gambiensis* (in mm).

Var	Holotype	Mean	SD	Min	Max	# ind
Gls	17.7	17.58	0.36	16.6	18.5	321
Cbl	15.8	15.40	0.36	14.2	16.5	315
Sw	6.9	7.22	0.26	6.4	8.0	335
Zyg	10.1	10.19	0.29	9.2	11.0	290
Mast	8.2	8.49	0.29	7.1	9.2	323
Brain	8.0	7.88	0.25	7.1	8.7	330
c-m ³	5.4	5.66	0.19	5.2	6.2	376
c-c	4.5	4.23	0.17	3.5	4.7	355
m ³ -m ³	6.4	6.41	0.20	5.8	6.9	353
Mand	11.5	11.46	0.29	10.4	12.7	366
c-m ₃	6.0	6.20	0.23	4.6	7.0	370
Fa	37.9	40.15	1.44	35.1	44.0	458
Meta 3	28.3	29.24	1.26	26.4	32.1	92
3 ph 1	19.0	21.41	0.94	19.0	23.6	90
3 ph 2	21.9	21.17	1.19	17.7	23.8	85
Meta 4	32.4	31.45	1.19	28.7	34.0	91
Meta 5	32.4	32.15	1.22	29.8	35.3	90
5 ph 1	11.3	11.60	0.65	9.9	13.1	90
5 ph 2	10.8	10.50	0.78	8.4	12.3	89
Tib	18.7	19.87	0.99	17.0	22.3	90

separation in West Africa confirms that *N. thebaica* and *N. gambiensis* are both valid species. The significantly lower values for measurements of *N. thebaica* in northeast Africa might result from the absence of a second closely allied species. Because of this, *N. thebaica* can occupy a larger number of "niches" in this area and consequently achieve a greater morphological range.

Literature citations

Nycteris gambiensis (K. Andersen, 1912)

Andersen (1912): Senegal: Dialocote: TYPE (as *Petalia*) — Allen (1939): Senegal: Dialocote — Monard (1939): Guinea-Bissau: Ponte Robalo, Bagingara — Veiga-Ferreira (1949): Guinea-Bissau: Bissau-island, Bissalanca, Mansoa, Catio, Pitche, Madina de Boé — Dekeyser (1955): Guinea-Bissau — Eisentraut & Knorr (1957): Gambia: Caves B, C, G and H near Tahire — Rosevear (1965): Senegal: Dialocote, Badi, Bakel; Guinea-Bissau; Guinea; Gambia: Kontaur; Sierra Leone: Hill Station, Freetown, Mongberi near Bo — Hayman (1967): Senegal; Guinea to Sierra Leone — De Vree, De Roo & Verheyen (1969): Togo: Baoulé, Binaparba — Kock (1969): *gambiensis* = *thebaica gambiensis* — De Vree, Hulselmans & Verheyen (1970): Togo: Namoundjoga — Fain (1970, 1971): Guinea-Bissau: Ile de Bissau — Hayman & Hill (1971): Senegal; Guinea to Sierra Leone — Dupuy (1973): Senegal: Santiaba-Mandjak — Seal & Makey (1974): from Senegal to Sierra Leone — Koopman (1975): *gambiensis* = *thebaica gambiensis*; (Koopman et al. 1978: *gambiensis* is a valid species) — Adam & Hubert (1976): Burkina Faso: Bobo-Dioulasso; Senegal: Bandia, Bakel, Saboya, Kedougou, Bignono, Badi, Dialocote, Etiese — Koopman, Mumford & Heisterberg (1978): Burkina Faso: Founzan, Konankira, Koutoura, Orodara, Oulo; Togo; Ghana — Boehme & Hutterer (1981): Senegal: Diattacounda — Corbet & Hill (1980): from Senegal to Ghana and Togo — Robbins (1980): Togo: Dapanga; Benin: Bimbereke, Guene, Nikki, Soubroukou, Zizonkame — Endungbola (1981): Nigeria: Alabe — Koopman (1982): Senegal: Dialocote; Guinea; Sierra Leone; Ghana; Gambia; Togo; Burkina Faso; Benin.

Nycteris thebaica gambiensis (K. Andersen, 1912)

De Beaux (1923): Gambia (as *Petalia*) — Ingoldby (1929): Ghana: Elima, Sekondi — Sanborn (1936): Senegal: Kedougou — Cansdale (1948): Ghana — Aellen (1956): Senegal: Badi — Booth (1959): Ghana: Accra Plain.

Specimens examined

Nycteris gambiensis (K. Andersen, 1912)

Benin: 72 specimens: Bimbereke (USNM: 26); Guene (USNM: 29); Nikki (USNM: 1); Soubroukou (USNM: 8); Zizonkane (USNM: 8);

Burkina Faso: 143 specimens: Djipologo (USNM: 18); Founzan (USNM: 22); Konankira (USNM: 18); Koutoura, 5 km SW (USNM: 6); Natiaboani (USNM: 4); Orodara, 27 km ENE (USNM: 4); Oulo (USNM: 71);

Cameroon: 1 specimen: near Yokadouma (1: MNHN);

Gambia: 26 specimens: ? (BM: 1); Banjul, 8 mi W (USNM: 1) Kudang (USNM: 3); Kuntaur, 10 mi SE (BM: 2); Makka (BM: 1); Toniataba (USNM: 18);

Ghana: 136 specimens: Bangweli Camp, Mole National Park (BM: 1); Bangwon (USNM: 20); Damongo (USNM: 9); Gambaga (USNM: 3); Nabogo (USNM: 1); Nkawkaw (ROM: 1); Pirisi (USNM: 71); Pulima (USNM: 24); Sakpa (USNM: 4); Samole (BM: 1); Sawla, 15 mi E (BM: 1);

Guinea: 12 specimens: Kolente (SMF: 1, ZFMK: 2); Nyembaro (SMF: 2, SMNS: 4); Tahire (SMNS: 3); Guinea-Bissau: 5 specimens: Ponta Robalo (KMMA: 2, MHNG: 3);

Ivory Coast: 27 specimens: Kong (USNM: 24); Tyenko (USNM: 3);

Nigeria: 46 specimens: Afon (USNM: 36); Alabe (BM: 1); Kaduna (BM: 1); Kudu (USNM: 8);

Senegal: 79 specimens: Bakel (BM: 1); Dialocote (USNM: 58, Holotype *gambiensis*, BM: 1); Diattacounda (ZFMK: 2); Gamon (USNM: 2); Koular (MNHN: 4); Saboya (MNHN: 11);

Togo: 12 specimens: Baoule (KMMA: 1); Binaparba (KMMA: 1); Dapango (USNM: 6); Namoundjoga (KMMA: 4).

Nycteris vinsoni Dalquest, 1965

Nycteris vinsoni Dalquest, 1965. J. Mamm., 46 (2): 254–255. — Type locality: Zinave, Mozambique.

Only very few data are available for this species, which might be a result of its “fairly recent” description. The literature only provides information about its type locality. Only Kock (1969) and Koopman (1975) discuss the status of this species. Kock gives an extensive analysis of the two known specimens, although he did not examine them, but based his conclusions on observations by W. W. Dalquest, J. K. Jones and C. K. Phillips (see Kock 1969: 96). Table 10 gives the measurements for *N. vinsoni* (after Kock 1969: 97). Besides these measurements, Kock also comments on a number of morphological characters, from which he concludes that *N. vinsoni* is a member of the *N. macrotis* group and more precisely a synonym of *N. macrotis luteola*.

The presence of bicuspid upper incisors in the paratype excludes affinity with the *N. hispida* group. According to Kock, the most important character is the size and the position of the second lower premolar (p_4). In both specimens, this tooth is small and pressed toward the lingual side of the toothrow; this would exclude relationship with both the *N. arge* group and the *N. thebaica* group. The lingual position of p_4 suggests an affinity with the *N. macrotis* group. Koopman (1975) does not agree with this decision, because of the extreme variability of the position of p_4 in the toothrow. Therefore, this character is unlikely to have the decisive value claimed by Kock. Our observations, especially on material of *N. thebaica*, confirm Koopman's finding that the position of p_4 in the toothrow is very variable, even in animals from the same locality. Therefore, we cannot exclude the *N. thebaica* group.

Kock also mentions that one of the tragi of the holotype is very badly preserved, whereas the other one is probably pyriform. This then would indicate a relationship with the *N. thebaica* group. However, Kock immediately rejected this idea because of the above mentioned thesis on the position of the lower premolar. On the contrary, Koopman (1975) judges that the pyriform tragus justifies the inclusion of *vinsoni* in the *N. thebaica* group.

Table 10: Comparison of the measurements of *N. vinsoni* (after Kock, 1969: W. D. = measurements by Walter W. Dalquest, K. J. = measurements by J. Knox Jones Jr.) with *N. macrotis* and *N. thebaica*.

Var	<u><i>N. macrotis</i></u>			<u><i>N. vinsoni</i></u>			<u><i>N. thebaica</i></u>		
	mean	min	max	W.D.	K.J.	para	mean	min	max
Ear	----	----	----	22.0	----	22.0	----	----	----
Fa	48.19	40.0	54.1	50.6	----	----	44.52	34.2	50.7
Tib	22.68	18.1	26.0	----	24.8	----	21.99	16.8	26.5
					25.8				
Gls	20.52	19.0	22.2	22.0	21.9	22.1	19.12	17.0	21.2
Cbl	17.98	16.4	19.6	----	19.5	19.5	16.90	15.1	18.7
Mast	9.41	7.7	10.3	----	9.9	9.4	8.90	6.1	10.1
Brain	8.88	7.9	10.0	10.0	9.5	9.2	8.62	7.5	9.6
Zyg	12.52	10.4	13.8	13.3	13.3	13.5	11.12	9.8	12.9
c-c	5.66	4.5	6.5	5.8	----	5.4	4.65	3.7	6.0
m ¹ -m ³	8.13	7.1	9.1	8.8	9.1	8.6	7.04	4.7	8.5
c-m ³	6.99	5.6	7.9	7.8	7.8	7.6	6.26	5.0	7.5
Mand	14.02	11.8	15.4	15.0	----	15.0	12.52	10.6	14.4
c-m ₃	7.85	6.3	8.9	8.4	----	8.3	6.87	6.0	8.4

The ear length (not measured in this study) excludes, according to Kock, the *N. thebaica* group. As all other measurements also exclude *woodi* and *parisii* from the *N. macrotis* group, Kock concludes that *N. vinsoni* is a synonym of *N. macrotis luteola*.

Besides the measurements of *N. vinsoni*, table 10 also includes measurements of both *N. macrotis* and *N. thebaica*. The table shows that some measurements of both the holotype and the paratype of *N. vinsoni* are larger than those for *N. thebaica*: Gls, Cbl, Zyg, m^3-m^3 , $c-m^3$ and Mand. All measurements fall within the range of *N. macrotis*. The width of the braincase (Brain) and the width across the upper molars (m^3-m^3) of the holotype are as large as the maximum for *N. macrotis*.

Two very large specimens of *N. thebaica* from East Africa scored very aberrantly in the multivariate analyses (see figure 6). These were collected at the St. Andrews college in Minaki, Tanzania (KU 89943) and at Garsen, Kenya (BM 75.2446 — not explicitly referred to in this paper). However, their dimensions are considerably smaller than those given by Kock, e.g., Gls: Minaki = 20.5 mm and Garsen = 19.5 mm, Cbl: Minaki = 17.5 mm and Garsen = 17.2 mm, Fa: Minaki = 46.1 mm and Garsen = 44.7 mm. A comparison with *N. thebaica* from Mozambique, the country where the type specimens of *vinsoni* originated from, shows that the latter have a larger forearm than the former (48.2 mm for BM 8.4.3.94 from Tete). Additionally, the length of the skull (Gls = 20.6 mm and Cbl = 17.9 mm for BM 8.4.3.94 from Tete, and Gls = 20.2 mm and Cbl = 17.4 mm for USNM 365174 from Vila Gamito) is even 2 mm smaller.

The combination of the morphological characters and the metrical data allow the conclusion that *N. vinsoni* must be considered as a valid species of the *N. thebaica* group. Further data should test this conclusion.

Recently, however, Koopman (1992) reexamined the tragus of the holotype, and concluded it to be semilunate instead of pyriform. Therefore, he is inclined to recognize *vinsoni* provisionally as a subspecies of *N. macrotis*.

Literature citations

Nycteris vinsoni Dalquest, 1965

Dalquest (1965): Mozambique: Zinave: TYPE — Hayman (1967): *vinsoni* = *aethiopica* — De Sousa Diaz (1968): Mozambique: Zinave — Kock (1969): *vinsoni* = *macrotis luteola* — Hayman & Hill (1971): *vinsoni* = *aethiopica* — Swanepoel, Smithers & Rautenbach (1980): Southern Africa — Koopman (1982): Mozambique: Save river — Koopman (1992): Mozambique: Save River.

Acknowledgements

We would like to thank the curators of the museums, who have sent material or information concerning the material in their collection, especially to J. E. Hill (BM), M. Tranier (MNHN), C. Smeenk (RMNH), D. Kock (SMF), D. Carleton (USNM), R. Hutterer (ZFMK) and D. L. Harrison (HZM) for their hospitality during visits to their museums. This study was supported by an IWONL fellowship (nr 80095).

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wird die Systematik der afrikanischen *Nycteris thebaica*-Gruppe diskutiert. Aufgrund multi- und univariater statistischer Untersuchungen werden zwei Arten dieser

Gruppe beibehalten: *N. thebaica*, die fast auf dem ganzen afrikanischen Kontinent und der arabischen Halbinsel vorkommt, und *N. gambiensis*, die auf Westafrika beschränkt ist. Der Artstatus von *N. vinsoni* wird nach Literaturangaben bestätigt. Literaturdaten, Maße und Listen des untersuchten Materials werden für jede Art angegeben. Leider reicht selbst das für diese Studie vorliegende umfangreiche Material nicht aus, den Status von z. B. *brockmani* und *damarensis* endgültig zu bestimmen, die z. Z. als Synonyme zu *N. thebaica* gelten.

References

- Adam, F. & B. Hubert (1976): Les Nycteridae (Chiroptera) du Sénégal: distribution, biométrie et dimorphisme sexuel. — *Mammalia* 40: 597–613.
- Aellen, V. (1952): Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun. — *Mém. Soc. neuchât. Sci. nat.* 8, 121 pp.
- Aellen, V. (1956): Le Parc National du Niokolo-Koba. (fasc. I). II. Chiroptères. — *Mém. Inst. franç. Afr. Noire* 48A: 23–34.
- Aellen, V. (1957): Les chiroptères africains du Musée zoologique des Strasbourg. — *Revue suisse Zool.* 64: 189–214.
- Aellen, V. (1966): in: Hayman, R. W., X. Misonne & W. Verheyen: The Bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. — *Annls Mus. r. Afr. centr.* (8) 154.
- Aggundey, I. R. & D. A. Schlitter (1985): Annotated Checklist of the Mammals of Kenya. I. Chiroptera. — *Ann. Carnegie Mus.* 53: 119–158.
- Aldridge, H. D. J. N., M. Obrist, H. G. Merriam & M. B. Fenton (1990): Roosting, vocalizations, and foraging by the African bat, *Nycteris thebaica*. — *J. Mamm.* 71: 242–246.
- Allen, G. M. (1911): Bats from British East Africa. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 54: 322–331.
- Allen, G. M. (1939): A Checklist of African Mammals. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 83: 67–71.
- Allen, G. M. & B. Lawrence (1936): Scientific results of an expedition to rain forest regions in eastern Africa. III. Mammals. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 79: 47.
- Allen, G. M. & A. Loveridge (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika Territory. II. Mammals. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 75: 47–140.
- Allen, G. M. & A. Loveridge (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in East and Central Africa I. Mammals. — *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* 89: 147–214.
- Al-Safadi, M. M. (1991): Chiropteran fauna of Yemen Arab Republic. — *Mammalia* 55: 269–274.
- Anciaux de Faveaux, F. (1958): *Speologica Africana*. Chiroptères des grottes du Haut Katanga (Congo Belge). — *Bull. Inst. franç. Afr. Noire* 20A: 263–275.
- Anciaux de Faveaux, M. (1965): Les parasites des chiroptères. — *Annls Parasit. hum. comp.* 40: 21–38.
- Anciaux de Faveaux, M. (1971): Catalogue des Acariens parasites et commensaux des chiroptères. — *Docums Trav. Inst. r. Sci. Nat. Belge* 7: 201–327.
- Anciaux de Faveaux, M. (1976): La léthargie chez les chiroptères cavernicoles d'Afrique Centrale. — *Int. J. Speleol.* 8: 291–303.
- Anciaux de Faveaux, M. (1978a): Les cycles annuels de reproduction chez les chiroptères cavernicoles du Shaba (SE Zaïre) et du Rwanda. — *Mammalia* 42: 453–490.
- Anciaux de Faveaux, M. (1978b): Notes éco-éthologiques et parasitologiques sur les chiroptères cavernicoles du Shaba (Zaïre). — *Int. J. Speleol.* 10: 331–350.
- Andersen, K. (1912): Brief diagnoses of eight new *Petalia*, with a list of known forms of the genus. — *Ann. Mag. nat. Hist.* (8) 10: 546–550.
- Anderson, J. (1881): Catalogue of Mammalia in the Indian Museum, Calcutta. Calcutta, 223 pp.
- Anderson, J. & W. E. de Winton (1902): Zoology of Egypt: Mammalia. Hugh Rees Ltd, London.

- Anonymous (1960): Kruger National Park Annual Report of the Biologist 1958/1959. — Koedoe 3: 1–205.
- Anonymous (1965): East African Virus Research Report. July 1963 — Dec. 1964. Entebbe: 39–42.
- Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Lusaka. 155 pp.
- Ansell, W. F. H. (1967): Additional Records of Zambian Chiroptera. — *Arnoldia* 2 (38): 1–29.
- Ansell, W. F. H. (1969): Addenda and Corrigenda to "Mammals of Northern Rhodesia" no 3. — *Puku* 5: 1–18.
- Ansell, W. F. H. (1973): Addenda and Corrigenda to "Mammals of Northern Rhodesia" no 4. — *Puku* 7: 1–19.
- Ansell, W. F. H. (1978): The Mammals of Zambia. — Natl. Parks Wildl. Serv., Chilanga, Zambia.
- Asdell, S. A. (1946): Patterns of Mammalian Reproduction. Comstock Publ. Assoc., New York.
- Atallah, S. (1977): Mammals of the Eastern Mediterranean Region; their Ecology, Systematics and Zoogeographical Relationships. — *Säugetierk. Mitt.* 4: 241–320.
- Baeten, B., V. Van Cakenberghe & F. De Vree (1984): An annotated inventory of a collection of Bats from Rwanda. — *Revue zool. afr.* 98: 183–196.
- Barus, V. (1973): The finding of Nematodes and Acanthocephalans in Egyptian bats. — *Folia Parasitologica (Praha)* 20: 213–222.
- Bateman, J. A. (1961): The Mammals occurring in the Bredasdorp and Swellendam Districts, C. P., since European Settlement. — *Koedoe* 4: 78–100.
- Bauer, K. & J. Niethammer (1959): Über eine kleine Säugetierausbeute aus Südwest-Africa. — *Bonn. zool. Beitr.* 10: 236–261.
- Bedford, G. A. H. (1932): A Synoptic Check-List and Host-List of the Ectoparasites found on South African Mammalia, Aves and Reptilia (Second Edition). — 18th Rep. Dir. Vet. Serv. Anim. Ind. U. S. Afr. I: 223–532.
- Bell, G. P. (1987): Evidence of a harem social system in *Hipposideros caffer* (Chiroptera: Hipposideridae). — *J. Trop. Ecol.* 3: 87–90.
- Blanc, G., B. Delage & L. Ascione (1962): Etude épidémio-écologique dans le forêt du Cherrat. — *Arch. Inst. Pasteur Maroc.* 6: 223–292.
- Bocage, J. V. Barboza du (1889): Chiroptères africains nouveaux, rares ou peu connus. — *Journ. Sci. math. phys. nat.*: 1–19.
- Bodenheimer, F. (1958): The present Taxonomic Status of the Terrestrial Mammals of Palestine. — *Bull. Res. Council Israel* 7B: 165–190.
- Boehme, W. & R. Hutterer (1979): Kommentierte Liste einer Säugetier-Ausammlung aus dem Senegal. — *Bonn. zool. Beitr.* 29: 303–322. (for 1978).
- Bonhote, J. L. (1909): On a small collection of Mammals from Egypt. — *Proc. zool. Soc. Lond.*: 788–798.
- Booth, A. H. (1959): On the Mammalian Fauna of the Accra Plain. — *J. W. Afr. Sci. Ass.* 5: 26–36.
- Bourquin, O., J. Vincent & P. M. Hitchins (1971): The Vertebrates of the Hluhluwe Game Reserve-Corridor (State-land) — Umfolozi Game Reserve Complex. — *Lammergeyer* 14: 5–58.
- Braestrup, F. W. (1935): Report on the mammals collected by Mr. Harry Madsen during Professor O. Olufsen's expedition to French Sudan and Nigeria in the years 1927–28. — *Vidensk. Medd. dansk naturhist. Foren. Kbh.* 99: 73–130.
- Brosset, A. (1963): *Myotis nattereri*, Chiroptère nouveau pour l'Afrique du Nord. — *Mammalia* 27: 440–443.
- Cabrera, A. (1903): Mamíferos de la Guinea Espanola. — *Mem. R. esp. Hist. nat.* 1: 1–60.
- Cagnolaro, L. (1976): Catalogo dei tipi del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. III. I tipi dei Mammiferi, con un profilo storico sulla collezione mammalogica. — *Atti Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano* 117: 85–108.
- Cansdale, G. S. (1948): Provisional Checklist of Gold Coast Mammals. Government Printing Department, Accra.

- Chapman, R. F. (1958): Some observations on the food of a bat. — *Ann. Mag. nat. Hist.* (1) 13 (3): 188–192.
- Child, G. S. (1965): Some Notes on the Mammals of Kilimanjaro. — *Tanganyika Notes and Records* 64: 77–89.
- Chubb, E. C. (1909): The Mammals of Matabeleland. — *Proc. zool. Soc. Lond.*: 113–125.
- Coetzee, C. G. (1965): Bat banding in Southern Africa. — *News Bull. zool. Soc. S. Afr.* 7: 8–10.
- Corbet, G. B. & J. E. Hill (1980): *A World List of Mammalian Species*. British Museum (Natural History); 226 pp.
- Cowles, R. B. (1936): Notes on the mammalian fauna of Umzumbe Valley, Natal, South Africa. — *J. Mammal.* 17: 121–130.
- Dalquest, W. W. (1965): Mammals from the Save River, Mozambique, with descriptions of two new bats. — *J. Mammal.* 46: 254–264.
- Dalquest, W. W. (1968): Additional notes on mammals from Mozambique. — *J. Mammal.* 49: 117–121.
- Davis, D. H. S. (1957): Studies on arthropod-borne viruses of Tongaland. III. The Small Wild Mammals in relation to the virus studies. — *S. Afr. J. med. Sci.* 22: 55–61.
- De Beaux, O. (1923): Di alcuni Chirotteri africani del Museo civico di Milano. — *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 62: 91–101.
- De Beaux, O. (1924): Mammiferi della Somalia Italiana. — *Atti Sic. Lig. Sci. Lett.*, n. s. 3: 149–168.
- De Beaux, O. (1930): Brevi note su alcuni mammiferi dell'Eritrea (*Arvicanthis*, *Lepus*). — *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 69: 218–222.
- De Beaux, O. (1931): Spedizione del barone Raimondo Franchetti in Dancalia. Mammiferi. — *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova* 55: 183–217.
- De Beaux, O. (1934): Mammiferi raccolti dal Prof. G. Scortecchi nella Somalia Italiana centrale e settentrionale nel 1931. — *Atti Soc. ital. Sci. nat.* 73: 261–300.
- Dekeyser, P. L. (1955): *Les mammifères de l'Afrique française*. Dakar.
- Delany, M. J. & D. C. D. Happold (1979): *Ecology of African Mammals*. Longman — London, New York: i-vi, 1–434.
- Demeter, A. (1982): Prey of the spotted Eagle-Owl *Bubo africanus* in the Awash National Park, Ethiopia. — *Bonn. zool. Beitr.* 33: 283–292.
- Desmarest, M. A. G. (1820): *Mammalogie ou description des espèces de mammifères, première partie*. — Paris: 126–129.
- De Sousa Diaz, A. (1968): Mamíferos de Moçambique. — *Anais Servs Vet. Mocamb.* 16: 125–147.
- De Vree, F., A. De Roo & W. N. Verheyen (1969): Contribution à l'étude des chirotères de la République du Togo. — *Revue Zool. Bot. Afr.* 80: 200–207.
- De Vree, F., J. Hulselmans & W. N. Verheyen (1970): Contribution à l'étude des chirotères de la République du Togo. 2. Liste préliminaire des chirotères récoltés par la deuxième Mission zoologique belge au Togo. — *Revue Zool. Bot. Afr.* 82: 41–46.
- Dobson, G. E. (1878): *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. London.
- Dobson, G. E. (1880): Report on accessions to our knowledge of the Chiroptera during the past two years (1878–80). — *Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.*: 50.
- Dobson, G. E. (1885): Notes on species of chiroptera in the collection of the Genoa Civic Museum, with descriptions of New Species. — *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova* 22: 16–19.
- Drake-Brockman, R. E. (1910): *The Mammals of Somaliland* — London.
- Dupuy, A. P. (1973): Premier inventaire des mammifères du Parc Nationale de Basse-Cassamance (Sénégal). — *Bull. IFAN* 35 (A)(1): 186–197.
- Eisentraut, M. (1941–1948): Beitrag zur Oekologie Kameruner Chiropteren. — *Mitt. zool. Mus. Berlin* 25: 245–273.
- Eisentraut, M. (1958): Beitrag zur Chiropterenfauna Ostafrikas. — *Veröffentl. Übersee-mus. Bremen (A)* 3 (1): 17–24.

- Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les Chauves-souris cavernicoles de la Guinée française. — *Mammalia* 21: 321–340.
- Ellerman, J. R. (1954): Die Taksonomie van die Soogdiere van die Unie van Suid-Afrika. — *Ann. Univ. Stellenbosch* 30 (A); 1.
- Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1955): Supplement to Chasen (1940). A Handlist of Malaysian Mammals. Trustees of the Brit. Mus. Publ., London: 66 pp.
- Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946 (2nd ed.). London: 810 pp.
- Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott & R. W. Hayman (1953): Southern African mammals 1758 to 1951: A reclassification. London, British Museum (Natural History).
- Endungbola, L. D. (1981): Parasites of House-dwelling, Insectivorous Bats from Alabe, Kwara State, Nigeria. — *J. Parasit.* 67: 287–288.
- Fain, A. (1970): Notes sur quelques nouveaux taxa de la famille Chirodiscidae (Acarina: Sarcoptiformes). — *Revue Zool. Bot. Afr.* 82: 280–284.
- Fain, A. (1971): Les Listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). II. Familles Listrophoridae et Chirodiscidae. — *Acta Zool. Pathol. Antwerp.* (54): 1–231.
- Fain, A. (1974): Nouvelles espèces d'Acariens Myobiidae d'Afrique au sud du Sahara. — *Revue zool. afr.* 88: 677–682.
- Feiler, A. (1986): Zur Faunistik und Biometrie angolanischer Fledermäuse (Mammalia, Mega- et Microchiroptera). — *Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 42: 65–77.
- Felten, H. (1956): Fledermäuse fressen Skorpione. — *Natur Volk* 86: 53–57.
- Fenton, M. B. (1975): Observation on the Biology of Some Rhodesian Bats, including a Key to the Chiroptera of Rhodesia. — *R. Ont. Mus. Life Sci. Contrib.* 104: 1–27.
- Fenton, M. B., N. G. H. Boyle, T. M. Harrison & D. J. Oxley (1977): Activity Patterns, Habitat Use, and Prey Selection by Some African Insectivorous Bats. — *Biotropica* 9: 73–85.
- Fenton, M. B. & J. H. Fullard (1979): The Influence of Moth Hearing on Bat Echolocation Strategies. — *J. comp. physiol. A. Sens. Neural Behav. Physiol.* 132: 77–86.
- Fenton, M. B. & D. W. Thomas (1980): Dry-Season Overlap in Activity Patterns, Habitat Use, and Prey Selection by Sympatric African Insectivorous Bats. — *Biotropica* 12: 81–90.
- Fenton, M. B., C. L. Gaudet & M. L. Leonard (1983): Feeding Behaviour of the bats *Nycteris grandis* and *Nycteris thebaica* (Nycteridae) in captivity. — *J. Zool., Lond.* 200: 347–354.
- Fenton, M. B., C. M. Swanepoel, R. M. Brigham, J. Cebek & M. B. C. Hickey (1990): Foraging behavior and Prey Selection by Large Slit-Faced Bats (*Nycteris grandis*; Chiroptera: Nycteridae). — *Biotropica* 22: 2–8.
- Ferris, G. F. (1930): Some African Diptera Pupipara. — *Parasitology* 23: 275–282.
- Findley, J. S. & H. Black (1983): Morphological and Dietary structuring of a Zambian insectivorous Bat Community. — *Ecology* 64: 625–630.
- Flower, S. S. (1932): Notes on the recent Mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that Kingdom. — *Proc. zool. Soc. Lond.*: 369–450.
- Frechkop, S. (1938): Exploration du Parc National Albert. Mission G. F. de Witte (1933–1935). Fasc. 10. Mammifères. Inst. Parcs nation. Congo Belge.
- Frechkop, S. (1954): Exploration du parc National de l'Upemba. Fasc. 14. Mammifères. Inst. Parcs nation. Congo Belge.
- Funaioli, U. (1959): I mammiferi della Somalia. — *Riv. Agric. subtrop. trop.* 53 (416): 176–196.
- Funaioli, U. (1971): Guida breve dei Mammiferi della Somalia. Oltremare.
- Funaioli, U. & A. M. Simonetta (1966): The mammalian fauna of the Somali Republic: status and conservation problems. — *Monitore zool. ital. (Supp.)* 74: 285–347.
- Gaisler, J. & V. Barus (1978): Scale structure of the hair of certain supposably primitive bats (Chiroptera). — *Folia Zool.* 27: 211–218.
- Gaisler, J., G. Madkour & J. Pelikan (1972): On the bats (Chiroptera) of Egypt. — *Prirode Ved. Pr. Ustavv Cesk Akad. Ved. BRNE* 6: 1–40.
- Garnham, P. C. C. & R. B. Heisch (1953): On a new bloodparasite of insectivorous bats. — *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 47: 357–363.

- Geoffroy-Saint-Hilaire, E. (1813a): Description de l'Egypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'Armée française. — Histoire Naturelle. Tome Second. Paris.
- Geoffroy-Saint-Hilaire, E. (1813b): De l'organisation et de la détermination des Nyctères, une des familles de chauve-souris. — Ann. Mus. Hist. nat. Paris 20: 11–20.
- Giglioni, E. H. (1888): Note intorno agli animali vertebrati raccolti dal Conte Augusto Boutourline e dal Dr. Leopoldo Traversi ad Assab e nello Scioa negli anni 1884–87. — Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova (2) 6: 5–73.
- Goff, M. L. (1982): Two new species of chiggers (Acari: Trombiculidae) from East African bats (Chiroptera). — J. Med. Entomol. 19: 376–379.
- Gray, J. E. (1843): Catalogus of Spec. Mammals of the British Museum. London.
- Gray, J. E. (1866): A Revision of the Genera of Rhinolophidae, or Horseshoe Bats. — Proc. zool. Soc. Lond.: 81–83.
- Grubb, P. (1971): Further records of mammals from Ghana, based on the collections of Angus Booth. — Revue zool. Bot. Afr. 84: 192–202.
- Hanney, P. (1963): Observation upon the food of the barnowl (*Tyto alba*) in Southern Nyasaland, with a method of ascertaining population dynamics of rodent prey. — Ann. Mag. nat. Hist. (13) 6: 305–313.
- Happold, D. C. D., M. Happold & J. E. Hill (1987): The bats of Malawi. — Mammalia 51: 337–414.
- Harmsen, R. & I. Jabbal (1968): Distribution and Host-specificity of a number of fleas collected in South and Central Kenya. — J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. Natl. Mus. 27 (2) 117: 157–161.
- Harrison, D. L. (1956): A Key to the Identification of the Bats (Chiroptera) of the Arabian Peninsula. — Proc. zool. Soc. Lond.: 127: 447–452.
- Harrison, D. L. (1959): Report on the bats (Chiroptera) in the collection of the National Museum of Southern Rhodesia, Bulawayo. — Occ. Papers natl. Mus. S. Rhod. 23B: 217–231.
- Harrison, D. L. (1960): A checklist of the bats (Chiroptera) of Kenya Colony. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. Natl. Mus. 23: 286–295.
- Harrison, D. L. (1961): Notes on Southern and East African Bats. 2. Notes on a mutant *Scotophilus* from Southern Rhodesia. — Durban Mus. Nov. 6: 149–152.
- Harrison, D. L. (1964a): The Mammals of Arabia. Vol. 1. London.
- Harrison, D. L. (1964b): Notes on some Southern Rhodesian Microchiroptera. — Arnoldia 1: 1–3.
- Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1989): Observations on two mammal species new to the Sultanate of Oman, *Vulpes cana* Blanford, 1877 (Carnivora: Canidae) and *Nycteris thebaica* Geoffroy, 1818 (Chiroptera: Nycteridae). — Bonn. zool. Beitr. 40: 73–77.
- Hartmann, R. (1868): Geographische Verbreitung der im nordöstlichen Afrika wild lebenden Säugethiere. — Zeitschr. Gesellschaft Erdkde., Berlin 3: 28–62.
- Hatt, R. T. (1963): The mammals of the Atlantica Ecological Research Station, Southern Rhodesia. — Zoologica, 48: 33–48.
- Hayman, R. W. (1941): British Museum Expedition to South-West Arabia. 1. Mammalia: Chiroptera. — London.
- Hayman, R. W. (1967): Preliminary Identification Manual for African Mammals. 2. Chiroptera. — U. S. natl. Mus., Washington.
- Hayman, R. W. & J. E. Hill (1971): Order Chiroptera. 1–73. in: Meester, J. & H. W. Setzer [Eds]. The Mammals of Africa. An Identification manual. Part 2. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hayman, R. W., X. Misonne & W. Verheyen (1966): The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. — Annls Mus. r. Afr. centr., (8), 154.
- Herselman, J. C. & P. M. Norton (1985): The distribution and status of bats (Mammalia: Chiroptera) in the Cape Province. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.), 16: 124 pp.
- Heuglin, Th. von (1861): Beiträge zur Fauna der Säugethiere N.O.-Afrikas. I. Chiroptera. — Nova Acta Acad. Caesar. Leop. — Carol., 291–18.

- Heuglin, Th. von & L. J. Fitzinger (1866): Systematische Uebersicht der Säugethiere Nordost-Afrikas mit Einschluss der arabischen Küste, des rothen Meeres, der Somali- und der Nilquellen-Länder, Südwärts bis zum vierten Grade nördlicher Breite. — Sber. Akad. Wiss. Wien (math- naturw. Classe), 54 (6–10): 537–611.
- Hewitt, J. (1931): A Guide to the Vertebrate Fauna of the Eastern Cape Province. Part 1. Mammals 1 and Birds. — Albany Museum, Grahamstown: 256 pp.
- Heyneman, D. & R. W. Macy (1962): Helminths reported from bats (Chiroptera) in Egypt with an illustrated key to the common flukes. — J. Egypt. Publ. Health Ass. 37: 109–139.
- Hill, J. E. & T. D. Carter (1941): The Mammals of Angola, Africa. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 78: 1–212.
- Hill, J. E. & P. Morris (1971): Bats from Ethiopia collected by the Great Abbai Expedition, 1968. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 21: 27–49.
- Hoesch, W. & E. von Lehmann (1956): Zur Säugetier-Fauna Südwestafrikas. — Bonn. zool. Beitr. 7: 8–57.
- Hollister, N. (1918): East African mammals in the United States National Museum. I. Insectivora, Carnivora and Chiroptera. — Bull. U. S. natn. Mus. 99: 70–101.
- Hoogstraal, H. (1956): African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan. (With special reference to Equatoria Province and with preliminary reviews of the genera *Boophilus*, *Margaropus* and *Hyalomma*). Research Report NM 005 050.29.07; 372 figures on 103 plates.
- Hoogstraal, H. (1962): A Brief Review of the Contemporary Land Mammals of Egypt (Including Sinai). 1. Insectivora and Chiroptera. — J. Egypt. Pbl. Hlth Ass. 37: 143–162.
- Hoogstraal, H. & G. M. Kohls (1967): Bat ticks of the genus *Argas* (Ixodoidea, Argasidae). 7. A. (*Chiropterargas*) *cordiformis*, new species, a heart-shaped parasite from South-West Africa. — Ann. Ent. Soc. Am. 60 (1): 63–67.
- Hopkins, G. H. E. & M. Rothschild (1953): An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of fleas (Siphonoptera) in the British Museum (Natural History). Volume 1: Tungidae and Pulicidae. — London: 358 pp.
- Howell, K. M. (1979): Natural destruction of Kaolin Mine Bat Roosts in Tanzania. — Bat Res. News 20: 8.
- Howell, K. M. (1980): Abnormal white colouration in three species of insectivorous African Bats. — J. Zool., Lond. 191: 424–427.
- Ingles, J. M. (1965): Zambian Mammals collected for the British Museum (Natural History) in 1962. — Puku (3): 75–86.
- Ingoldby, C. M. (1929): On the mammals of the Gold Coast. — Ann. Mag. nat. Hist. (10) 3: 511–529.
- Jeannin, A. (1936): Les Mammifères sauvages du Cameroun. — Encycl. biol. 16: 1–255.
- Jentink, F. A. (1888): Catalogue systématique des mammifères (Rongeurs, Insectivores, Cheiroptères, Edentées et Marsupiaux). — Mus. Hist. nat. Pays-Bas, Leiden 12: 1–280.
- Jobling, B. (1939): On the African Streblidae (Diptera, Acalypterae) including the morphology of the genus *Ascodipteron* Adens and a description of a new species. — Parasitology 31: 147–165.
- Jordan, K. (1936): Dr. Karl Jordan's Expedition to South-West Africa and Angola: Siphonaptera. — Novit. zool. 40: 81–94.
- Jordan, K. & C. H. Rothschild (1914): Katalog der Siphonapteren des Königlichen Zoologischen Museums in Berlin. I. Nachtrag. — Novit. zool. 21: 255–260.
- Kershaw, P. S. (1922): On a collection of mammals from Chiromo and Cholo, Ruw, Nyasaland, made by Mr. Rodney C. Wood. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 10: 177–192.
- Kershaw, P. S. (1924): On two collections of mammals: (1) from Mongalla and Bahr-el-Ghazal, (2) from Lake Tsana, Abyssinia. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 13: 19–29.
- Keymer, I. F. (1971): Blood protozoa of insectivores, bats and primates in Central Africa. — J. Zool. 163: 421–441.
- Khalil, L. F. (1975): Two new species of the nematode genus *Spirura* Blanchard, 1849 from bats in Tanzania. — J. Helminthol. 49: 93–100.
- Kock, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 521: 1–238.

- Koopman, K. F. (1970): Zoogeography of Bats. in: Slaughter and Walton [Eds.]: "About Bats"; Dallas: 29—50.
- Koopman, K. F. (1975): Bats of the Sudan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 154: 353—444.
- Koopman, K. F. (1982): in: Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koepl. [Eds.]. Mammals species of the world. A taxonomic and Geographic Reference. Allen Press, Inc. and The Association of Systematics Collection, Lawrence. Kansas, USA: i—ix; 1—694.
- Koopman, K. F. (1992): Taxonomic status of *Nycteris vinsoni* Dalquest (Chiroptera, Nycteridae). — J. Mamm. 73: 649—650.
- Koopman, K. F., R. E. Mumford & J. F. Heisterberg (1978): Bat Records from Upper Volta, West Africa. — Amer. Mus. Novit. 2643: 6 pp.
- Krampitz, H. E. & M. Anciaux de Faveaux (1960): Über einige Haemosporidien aus Fledermäusen der Höhlen des Berglandes von Katanga. — Z. f. Tropenmed. Parasitol. 11: 391—400.
- Kulzer, E. (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. — Zool. Jb. Syst. 87: 13—42.
- Kulzer, E. (1962): Fledermäuse aus Tanganyika. — Z. Säugetierk. 27: 164—181.
- Lanza, B. & C. Calloni (1970): The buccal Pad of *Scotophilus nigrita* (Schreber) and of *Nycticeius hirundo* (de Winton) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae). — Monitore zool. ital. (Supp.) 10: 227—233.
- Largen, M. J., D. Kock & D. W. Yalden (1974): Catalogue of the Mammals of Ethiopia. 1. Chiroptera. — Monitore zool. ital. (suppl. V) 16: 221—298.
- LaVal, R. K. & M. L. LaVal (1980): Prey Selection by the Slit-Faced Bat *Nycteris thebaica* (Chiroptera: Nycteridae) in Natal, South Africa. — Biotropica 12: 241—246.
- Lawrence, B. & A. Loveridge (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. I. Mammals from Nyassaland and Tete. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 110: 1—80.
- Laycock, P. (1973): Distribution and Abundance of Bats in the Natal Midlands (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Transv. Mus. 28: 207—229.
- Lips, M. & J. Rodhain (1956): Quelques hématozoaires de petits mammifères du Haut-Katanga. — Ann. Parasit. hum. comp. 31: 481—488.
- Lönnberg, E. (1908): Sjöstedts Kilimandjaro-Meru Expedition. 2. Uppsala.
- Lönnberg, E. (1916): Mammals collected by H. R. H. Prince Vilhelm's Expedition to British East Africa 1914. — Zool. 10 (12): 1—32.
- Loveridge, A. (1922): Notes on East African Mammalia (other than horned ungulates) collected or kept in captivity 1915—1919. Part 11. — J. E. Afr. Uganda nat. hist. Soc. 17: 39—69.
- Loveridge, A. (1923): Notes on East African Mammals, collected 1920—1923. — Proc. zool. Soc. Lond. II: 685—739.
- Lynch, C. D. (1975): The distribution of mammals in the Orange Free State, South Africa. — Navors. nas. Mus. 3 (6): 109—139.
- Maa, T. C. (1968). On Diptera Pupipara from Africa, Part 1. — J. Med. Ent. 5: 238—251.
- Macy, R. W, D. Heyneman & R. E. Kuntz (1961): Records of Trematodes of the Families Lecithodendriidae, Dicrocoeliidae, and Heterophyllidae from Chiroptera Collected in Egypt and Yemen, S. W. Arabia. — Proc. Helminthol. Soc. 28: 13—17.
- Makin, D. (1976): Preliminary report of a survey of Microchiroptera in Israel. — Isr. J. Zool. 25: 211.
- Malbrant, R. & A. Maclatchy (1949): Faune de l'équateur Africain Français. Tome II. Mammifères. Paris: 316 pp.
- Matschie, P. (1895): in: Mobius, K.: Die Thierwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete: Säugethiere Deutsch-Ost-Afrikas. Wissenschaftliche Forschungsergebnisse über Land und Leute unseres ostafrikanischen Schutzgebietes und der angrenzenden Länder. Band 3, Teil 1. Berlin.
- Matschie, P. (1897): Zur Faunistik Deutsch-Ost-Afrikas. 5. Säugethiere. — Arch. Naturgesch. 1: 81—88.
- McDonald, J. T., I. L. Rautenbach & J. A. J. Nel (1991a): Foraging ecology of bats observed at De Hoop Provincial Nature Reserve, southern Cape Province. — S. Afr. J. Wildl. Res. 20: 133—145.

- McDonald, J. T., I. L. Rautenbach & J. A. J. Nel (1991b): Roosting requirements and behaviour of five bat species at De Hoop Guano Cave, Southern Cape Province of South Africa. — *S. Afr. J. Wildl. Res.* (4): 157–161.
- McLellan, L. J. (1986): Notes on bats of Sudan. — *Am. Mus. Mus. novit.* 2839: 1–12.
- Meester, J. (1960): Mammals of the Loskop Dam Nature Reserve. — *Fauna en Flora* 11: 76–83.
- Meester, J. (1962): Some Mammals from the Namib Desert. — *Ann. Transv. Mus.* 24: 241–248.
- Möhres, F. P. & E. Kulzer (1956): Untersuchungen über die Ultraschallorientierung von vier Afrikanischen Fledermausfamilien. — *Zool. Anz. suppl.* 19: 59–65.
- Monard, A. (1935): Contribution à la Mammalogie d'Angola et prodrome d'une Faune d'Angola. — *Arq. Mus. Bocage, Lisboa* 6: 1–314.
- Monard, A. (1939): Résultats de la Mission scientifique du Dr. Monard en Guinée Portugaise 1937–1938. III. Chiroptères. — *Arq. Mus. Bocage, Lisboa* 10: 49–80.
- Monticelli, T. S. (1887): Note Chiropterologique. — *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova* (2) 5: 517–522.
- Moreau, R. E., G. H. E. Hopkins & R. W. Hayman (1946): The Typelocalities of some African Mammals. — *Proc. zool. Soc. Lond.*: 115: 387–447.
- Moreau, R. E. & R. H. W. Pakenham (1940): The land vertebrates of Pemba, Zanzibar and Mafia: a zoogeographic study. — *Proc. zool. Soc. Lond.*: (A) 110: 97–128.
- Morrison-Scott, T. C. S. (1939): Some Arabian Mammals collected by Mr. H. St. J. B. Philby, C. I. E. — *Novit. zool.* 41: 181–211.
- Nader, I. D. (1975): On the bats (Chiroptera) of the kingdom of Saudi Arabia. — *J. Zool. Lond.* 176: 331–340.
- Nader, I. A. & D. Kock (1982): A new slit-faced bat from central Saudi Arabia (Mammalia: Chiroptera: Nycteridae). — *Senckenbergiana biol.* 63: 9–15.
- Nehring, A. (1886): Zoologische Sammlung der Königlichen Landeswirtschaftlichen Hochschule in Berlin. Katalog der Säugethiere. Berlin.
- Neumann, O. (1900): Die von mir in den Jahren 1892–95 in Ost- und Central-Afrika, speziell in den Massai-Ländern und den Ländern am Victoria Nyansa gesammelten und beobachteten Säugethiere. — *Zool. Jb. Syst.* 13: 529–562.
- Noack, Th. (1889): Beiträge zur Kenntniss der Säugethierfauna von Süd- und Südwest-Afrika. — *Zool. Jb. Syst.* 4: 94–261.
- Ogen-Odoi, A. A. (1983): The influence of seasonality of food and rainfall on some aspects of ecology of bats in Entebbe Peninsula, Uganda. — *Ann. Kon. Mus. Mid. Afr., Zool. Wetensch.* 237: 35–41.
- Overal, W. L. & L. R. Wingate (1976): The biology of the batbug *Stricticimex antennatus* (Hemiptera: Cimicidae) in South Africa. — *Ann. Natal. Mus.* 22: 821–828.
- Panouse, J. B. (1958): Présence au Maroc de *Nycteris thebaica* (Chiroptera). — *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc* 38: 91–98.
- Peters, W. C. H. (1852): Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique. Zoologie, I. Säugethiere. Berlin.
- Peters, W. C. H. (1866): Vorläufige Uebersicht der auf dem Nachlass des Baron Carl von der Decken stammenden und auf seiner ostafrikanischen Reise gesammelten Säugethiere und Amphibien. — *Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss. Berlin*: 884–887.
- Peters, W. C. H. (1869): Säugethiere: 3–10. in: Von der Decken, Baron Carl Claus: Reise in Ost-Afrika. III. Leipzig und Heidelberg.
- Peters, W. C. H. (1870): Lista de Mamíferos das possessoes portuguesas da Africa occidental e diagnoses de algumas especies novas. — *Jorn. Sci. math. phys. nat.*: 123–127.
- Peters, W. C. H. (1871): Eine monographische Uebersicht der Chiropterengattungen *Nycteris* und *Atalapha*. — *Monatsb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin* (for 1870): 900–907.
- Peters, W. C. H. (1879): Ueber die von Hrn. J. M. Hildebrandt während seiner letzten ostafrikanischen Reise gesammelten Säugethiere und Amphibien. — *Monatb. K. preuss. Akad. Wiss., Berlin*: 194–209.
- Peterson, R. L. & D. W. Nagorsen (1975): Chromosomes of Fifteen Species of Bats (Chiroptera) from Kenya and Rhodesia. — *R. Ont. Mus. Life Sci. Occ. Pap.* 27: 1–14.

- Pienaar, U. de V. (1964): The small mammals of the Kruger National Park. A systematic list and zoogeography. — Koedoe 7: 1–25.
- Pienaar, U. de V., I. L. Rautenbach & G. De Graaff (1980): The small mammals of the Kruger National Park (A Check List and Atlas). National Parks Board of South Africa: 149 pp.
- Poulet, A. R. (1972): Recherches écologiques sur une savanne sahélienne du Ferlo Septentrional, Sénégal: Les mammifères. — Terre Vie 26: 440–472.
- Pousargues, E. de (1896): Etude sur les mammifères du Congo Français. — Ann. Soc. nat. Zool., 8 (3): 129–416 (4): 1–150.
- Qumsiyeh, M. B. (1985): The bats of Egypt. — Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ. 23.
- Qumsiyeh, M. B. & D. A. Schlitter (1981): Bat Records from Mauritania, Africa (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Carnegie Mus. 50: 345–351.
- Radford, C. D. (1954): A new Larval Mite from Eritrea (Acarina: Trombiculidae). — Fieldiana, Zool. 34: 315–318.
- Radovsky, F. J. & C. E. Yunker (1963): Four New Species of *Steatonyssus* from Africa (Acarina: Dermanyssidae). — J. Parasitol. 49: 334–339.
- Rautenbach, I. L. (1978): A numerical Re-appraisal of the Southern African Biotic Zones. — Bull. Carnegie Mus. 6: 175–187.
- Rautenbach, I. L. & M. B. Fenton (1992): Bats from Mana Pools National Park in Zimbabwe and the first record of *Eptesicus rendallii* from the country. — Z. Säugetierk. 57: 112–115.
- Rees, A. (1964): A Check List of the Mammals and Amphibia of Ulanga District. — Tanganyika Notes Rec. 63: 245–248.
- Robbins, C. B. (1980): Small mammals of Togo and Benin. I. Chiroptera. — Mammalia 44: 83–88.
- Roberts, A. (1913): The collection of mammals in the Transvaal Museum, registered up to the 31st March, 1913, with description of new species. — Ann. Transv. Mus. 4: 65–107.
- Roberts, A. (1917): Fourth supplementary list of mammals in the collection of the Transvaal Museum. — Ann. Transv. Mus. 5: 263–278.
- Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. Trustees of the “Mammals of South Africa Bookfund”, Johannesburg.
- Robin, M. H. A. (1881): Diagnoses de deux chiroptères nouveaux de la collection du Muséum d'histoire naturelle. — Bull. Soc. Philom. Paris 5: 90–91.
- Rochebrune, A.T. de (1883): Faune de la Sénégambie. Mammifères. — Soc. Linn. Bordeaux 37: 49–204.
- Rode, P. (1941): Catalogue des types de mammifères du Muséum National d'Histoire Naturelle. Ordre des chiroptères. — Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2) 13 (4).
- Roer, H. (1970): Zur Wasserversorgung der Microchiropteren *Eptesicus zuluensis vansoni* (Vespertilionidae) und *Sauromys petrophilus erongensis* (Mollosidae) in der Namibwüste. — Bijdr. Dierkde 40: 71–73.
- Roer, H. (1971): Zur Lebensweise einiger Microchiropteren der Namibwüste (Mammalia, Chiroptera). — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 32: 43–55.
- Roer, H. (1972): Stachelschwein-Erdhöhle als Fledermaus-Tagesquartier. — Myotis 10: 17–18.
- Rosevear, D. R. (1953): Checklist and atlas of Nigerian mammals, with a foreword on vegetation. Lagos.
- Rosevear, D. R. (1965): The Bats of West Africa. London. 418 pp.
- Rüppell, E. (1842): Verzeichniss der in dem Museum der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft aufgestellten Sammlungen. 1. Abteilung. Säugethiere und deren Skelette. Frankfurt.
- Ruxton, A. E. (1926): On Mammals collected by Captain C. R. S. Pitman, Game Warden, Entebbe, Uganda. — Ann. Mag. nat. Hist. (9): 18: 28–33.
- Sanborn, C. C. (1936): Descriptions and records of African bats. — Publs. Field Mus. nat. Hist. 20: 107–114.
- Sanborn, C. C. & H. Hoogstraal (1953): Some mammals of Yemen and their ectoparasites. — Field. Zool. 34: 229–252.

- Sanborn, C. C. & H. Hoogstraal (1955): The identification of Egyptian Bats. — J. Egypt. pbl. Hlth Ass. 30: 103—121.
- Saoud, M. F. A. & M. M. Ramadan (1977): On a New Trematode, *Prohemistomum azimi* n. sp. (Trematoda: Cyathocotylidae) from the Egyptian Slit-Faced Bat. — Z. Parasitenkde. 53: 281—286.
- Scaramella, D. (1975): I mammiferi dello Yemen (YAR) controllati al livello della sottospecie. — Bull. Soc. Natur. in Napoli 84: 373—403.
- Schlitter, D. A., L. W. Robbins & S. A. Buchanan (1983): Bats of the Central African Republic. (Mammalia: Chiroptera). — Ann. Carnegie Museum 51: 133—155.
- Schouteden, H. (1947): De Zoogdieren van Belgisch Congo en van Ruanda-Urundi. — Annls Mus. Congo Belge, Zool. Ser. 2, 3. I. Primaten, Chiroptera, Pholidota.
- Schwann, H. (1906): A list of the Mammals obtained by Messrs. R. B. Woosmann and R. E. Dent in Betchuanaland. — Proc. zool. Soc. Lond.: 101—111.
- Scortecchi, G. (1937): Capitolo V: La Fauna. in: G. Corni: Somalia Italiana. Vol 1. Milano.
- Seabra, A. F. de (1900): Sombre um caracter importante para a determinacao dos generos e especies dos microchiropteros e lista das especies d'este grupo existentes nas collecoes do Museu Nacional. — Jorn. Sci. math. phys. nat., Lisboa (2) 6: 16—35.
- Seabra, A. F. de (1909): Notes sur quelques mammifères de l'Afrique occidentale capturés par Fr. Newton en 1905 et appartenant au Muséum d'Histoire Naturelle de Porto. — Ann. Scient. Acad. Polytech. Porto 4: 218—220.
- Seal, U. S. & D. G. Macey (1974): ISIS Mammalian Taxonomic Directory. Minnesota Zoological Garden — St. Paul: 645 pp.
- Senna, A. (1905): Contributo alla conoscenza dei Chiropteri Eritrei. — Arch. Zool. ital. 2: 249—308.
- Shortridge, C. G. (1934): The Mammals of South West Africa. William Heinemann Ltd, London: 437 pp.
- Sidiyene, E. A. & M. Tranier (1990): Données récentes sur les Mammifères de l'Adrar des Iforas (Mali).
- Sjöstedt, Y. (1897): Säugetiere aus Kamerun West Africa. — Bih. K. Svenska vet. Akad. Handl. (4) 23: 1—50.
- Skead, C. J. (1958): Mammals of the Uitenhage and Cradock Districts C. P. in Recent Times. — Koedoe 1: 19—59.
- Smith, A. (1829): Contributions to the natural history of South Africa. — Zool. J. 4: 434—435.
- Smith, A. (1834): An epitome of African Zoology; or a concise description of the objects of the animal kingdom inhabiting Africa, its islands and seas. — S. Afr. J. 2: 59.
- Smithers, R. H. N. (1968): A Check List and Atlas of the Mammals of Botswana. Salisbury. The Trustees of the National Museum of Rhodesia.
- Smithers, R. H. N. (1971): The Mammals of Botswana. The Trustees of the National Museum of Rhodesia. Salisbury. Museum Memoir No 4.
- Smithers, R. H. N. & J. L. P. L. Tello (1976): Checklist and Atlas of the Mammals of Mocambique. Salisbury.
- Smithers, R. H. N. & V. J. Wilson (1979): Check List and Atlas of the Mammals of Zimbabwe Rhodesia. Salisbury.
- St. Leger, J. (1936): Dr. Karl Jordan's Expedition to South-West Africa and Angola: Mammals. — Novit. zool. 40: 75—81.
- Stresemann, E. (1954): Hemprich und Ehrenberg. Reisen zweier naturforschender Freunde im Orient geschildert in ihren Briefen aus den Jahren 1819—1826. — Abh. dtsh. Akad. VViss. Berlin, Kl. Math. allgem. Naturw.: 1—178.
- Stuart, C. T. (1975): Preliminary notes on the mammals of the Namib Desert Park. — Madoqua (2) 4 (74—80): 5—68.
- Swanepoel, P., R. H. N. Smithers & I. L. Rautenbach (1980): A checklist and numbering system of the extant mammals of the southern African subregion. — Ann. Transv. Mus. 32: 155—196.
- Swynnerton, G. H. (1958): Fauna of the Serengeti National Park. — Mammalia 22: 435—450.

- Swynnerton, G. H. & R. W. Hayman (1951): A Checklist of the Land Mammals of the Tanganyika Territory and the Zanzibar Protectorate. — J. E. Afr. nat. Hist. Soc. 20: 274–392.
- Theodor, O. (1957): The Nycteribiidae of the Ethiopian region and Madagascar. — Parasitol. 47: 457–543.
- Thomas, O. (1897a): On Capt. Bottego's second collection of mammals from Central and Southern Somaliland. — Ann. Mus. civ. Stor. Nat. Genova (2) 17: 105–107.
- Thomas, O. (1897b): On the Mammals obtained by Mr. A. Whyte in Nyassaland, and presented to the British Museum by Sir H. H. Johnston, K. C. B.; being a fifth Contribution to the Mammal-fauna of Nyassaland. — Proc. zool. Soc. Lond.: 925–939.
- Thomas, O. (1900): On the mammals obtained in South-Western Arabia by Messrs. Percival and Dodson. — Proc. zool. Soc. Lond.: 95–104.
- Thomas, O. (1910): List of Mammals from Mount Kilimanjaro, obtained by Mr. Robin Kemp, and presented to the British Museum by Mr. C. D. Rudd. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 6: 308–316.
- Thomas, O. (1929): On mammals from the KaokoVeld, South-West Africa, obtained during Captain Shortridge's fifth Percy Sladen and Kaffrarian Museum Expedition. — Proc. zool. Soc. Lond.: 99–111.
- Thomas, O. & M. A. C. Hinton (1921): Captain Angus Buchanan's Air Expedition. On the Mammals (other than Ruminants) obtained during the expedition to Air (Asben). — Novit. zool. 28: 1–13.
- Thomas, O. & H. Schwann (1905): The Rudd Exploration of South Africa. III. List of the mammals obtained by Mr. Grant in Zululand. — Proc. zool. Soc. Lond.: 254–276.
- Thomas, O. & R. C. Wroughton (1908): The Rudd Exploration of South Africa. X. List of the Mammals collected by Mr. Grant near Tette, Zambesia. — Proc. zool. Soc. Lond.: 535–553.
- Till, W. M. (1958): Five new species of Mites (Acarina: Laelaptidae and Spinturnicidae) Parasites on Bats in the Ethiopian Region, with a key to the species of the genus *Periglischrus*. — Revue suisse Zool. 65: 241–258.
- Toschi, A. (1954): Elenco preliminar dei Mammiferi della Libia. — Suppl. Ric. Zool. appl. (accia 217): 241–273.
- Toschi, A. (1956): Missione del Prof. G. Scortecci in Somalia nel 1955 — Mammiferi. — Atti Soc. ital. Sci. nat. 95: 121–128.
- Toschi, A. & B. Lanza (1959): Fauna d'Italia. Vol IV. Mammalia. Generalita — Insectivora — Chiroptera. Bologna: 488 pp.
- Trouessart, E. L. (1904): Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium: quinquennale supplementum. Friedländer und Sohn. Berlin.
- True, E. W. (1892): An annotated catalogue of the Mammals collected by Dr. W. L. Abbott in the Kilimanjaro region, East Africa. — Proc. U. S. natn. Mus. 15: 469.
- Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1985): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). — Proc. Intern. Sympo. Afri. Vertebr., Bonn 1984: 54–90 (K.-L. Schuchmann, Ed.).
- Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1993a): The systematic status of Southeast Asian *Nycteris* (Chiroptera: Nycteridae). — Mammalia 57: 227–244.
- Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1993b): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia: Chiroptera). Part II. The *Nycteris hispida* group. — Bonn. zool. Beitr. 44: 299–332.
- Van den Brink, F.H. (1972): Zoogdierengids voor alle in ons land en overig Europa voorkomende Zoogdiersoorten. Elsevier Amsterdam-Brussel: 232 pp.
- Van der Merwe, M. (1987): Other bat species in maternity caves occupied by *Miniopterus schreibersii natalensis*. — S. Afr. J. Wildl. Res. 17: 25–27.
- Veiga-Ferreira, M. C. (1949): Notas acerca dos microquiropteros da Guiné Portuguesa. — Ann. Jt. Invest. colon. Lisboa, 4: 187–207.
- Vercammen-Grandjean, Ph. (1964): Le genre *Trombigastia* Vercammen-Grandjean et Brennan est un synonym de *Riedlinia* Oudemans 1914. Révision du genre *Riedlinia* (Acarina — Trombiculidae). — Acarologica 6: 312–323.

- Vercammen-Grandjean, Ph. & A. Fain (1958): Les Trombiculidae parasites de chiroptères. Révision du genre *Trombigastia*, description d'un *Myotrombicula*. — Ann. Parasitol. hum. comp. 33: 5—35.
- Verschuren, J. (1957): Exploration du Parc National de la Garamba. Mission H. De Saeger. Fasc. 7. Ecologie, biologie et systématique des Cheiroptères. — Inst. Parc. nation. Congo Belge: 412 pp.
- Verschuren, J. (1965a): Cheiroptères, Exploration du Parc National de la Kagera. — Inst. Parc. nat. Congo-Rwanda: 67—75.
- Verschuren, J. (1965b): Contribution à l'étude des Cheiroptères du Parc National du Serengeti (Tanzanie). — Revue Zool. Bot. Afr. 71: 371—375.
- Verschuren, J. (1967): Exploration du Parc National Albert. Mission F. Bourliere et J. Verschuren (1957—1961): Fasc. 2. Introduction à l'écologie et à la biologie des Cheiroptères. — Inst. Parc. nation. Congo: 25—65.
- Vielliard, J. (1974): Les Cheiroptères du Tchad. — Revue suisse Zool. 81: 975—991.
- Wagner, J. A. (1840): in: Schreber, J. C. D. von: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Supplementband I. Leipzig.
- Wagner, J. A. (1855): in: Schreber, J. C. D. von: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. Supplementband V. Leipzig.
- Wassif, K. & H. Hoogstraal (1953): The mammals of South Sinai, Egypt. — Proc. Egypt. Acad. Sci., 9: 63—79.
- Wassif, K. & G. Madkour (1963): The Wing skeleton in Egyptian Bats (Microchiroptera). — Bull. zool. Soc. Egypt, 26: 68—78.
- Wettstein, O. von (1918): Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-Aegyptischen Sudan (Kordofan) 1914. II. Bearbeitung der auf der Expedition gesammelten Vögel und Säugetiere. — Denkschrift k. Akad. Wiss. Wien math. naturw. Kl. 94: 1—139.
- Whitaker, J. D. & H. Black (1976): Food habits of cave bats from Zambia, Africa. — J. Mammal. 57: 199—204.
- Wilson, V. J. (1975): Mammals of the Wankie National Park, Rhodesia. Salisbury.
- Wingate, L. R. (1978): The Life History and Population Dynamics of Six Species of Bats Inhabiting a Deserted Mine Tunnel in Natal, South Africa. — S. Afr. J. Sci. 7: 145.
- Yerbury, J. W. & O. Thomas (1895): On the Mammals of Aden. — Proc. zool. Soc. Lond.: 542—555.
- Yom-Tov, Y., D. Makin & B. Shalmon (1992): The insectivorous bats (Microchiroptera) of the Dead Sea area, Israel. — Isr. J. Zool. 38: 125—137.
- Zammarano, V. T. (1930): Le Colonie Italiane de Diretto Dominio — Fauna e Caccia. Ministero delle Colonie. Ufficio Studi e Propaganda. Roma: 222 pp.
- Zimara, R. (1935): Säugetiere Westafrikas (Gesammelt von Alfred Weidholz). — Sitzber. Akad. Wiss. Wien math. naturw. Kl. (1) 144: 7—18.

Drs Victor Van Cakenberghe, Frits De Vree, Dept. Biology, University of Antwerp (U I A), Universiteitsplein 1, B-2610 Wilrijk, Belgium.

(Submitted in 1994)

BITTE BEACHTEN SIE: BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE BD. 48, NR. 1
IST VOR BD. 47, NR. 3/4 ERSCHIENEN!

PLEASE NOTE THAT BONNER ZOOLOGISCHE BEITRAEGE VOL. 48, NO. 1
WAS PUBLISHED BEFORE VOL. 47, NO. 3/4!

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 2	S. 167–177	Bonn, Oktober 1998
--------------------	--------	------	------------	--------------------

Morphological affinities of *Proechimys yonenagae* Rocha, 1995 (Rodentia: Echimyidae): Evidence from bacular and cranial characters

Leila Maria Pessôa, Fernando José Von Zuben & Sérgio Furtado dos Reis

Abstract. *Proechimys yonenagae* is a species of spiny rat in the rodent family Echimyidae that was recently described from the Caatingas biome of northeastern Brazil, a geographic area characterized by semi-arid climatic conditions. *P. yonenagae* departs from the remaining taxa in the genus in its habitat in that it inhabits fossil sand dunes. Morphologically, this species diverges from its congeneries by the presence of morphological traits usually associated with life in desert environments, such as a well developed tail brush, large hind feet and an inflated bulla. In the original description, the conjecture was raised, based on a cladistic and biogeographic rationale, that *P. yonenagae* is phyletically close to *P. albispinus*. An alternative hypothesis of affinities is derived here from the perspective of the structure of the morphological variation of qualitative bacular features and quantitative cranial traits. The results indicate that *P. yonenagae* shares closer morphological affinities with taxa in the *P. iheringi* complex than with *P. albispinus*.

Key words. *Proechimys yonenagae*, spiny rats, morphological affinities, bacular and cranial variability, canonical variates analysis, parametric bootstrap.

Introduction

Spiny rats of the genus *Proechimys* J. A. Allen are one of the most diversified and complex mammalian taxa in the Neotropical region (Moojen 1948, Patton 1987). Two subgenera, *Proechimys* and *Trinomys* Thomas, are currently recognized on a morphological basis. They have disjunct distributions, with the former ranging from Honduras in Central America, south through the Amazon basin and central Brazil and the latter being restricted to eastern Brazil (Moojen 1948, Patton 1987). The subgenus *Trinomys*, which is of concern here, currently comprises five species: *Proechimys dimidiatus* (Günther) and *P. moojeni* Pessôa, Oliveira & Reis regarded as monotypic (Moojen 1948, Pessôa & Reis 1990a, 1991a, 1993a, Pessôa et al. 1992); *P. albispinus* (Is. Geoffroy) with three subspecies (Moojen 1948, Pessôa & Reis 1991b, Reis & Pessôa 1995); *P. setosus* (Desmarest) with two subspecies (Moojen 1948); and *P. iheringi* Thomas with seven subspecies (Moojen 1948, Pessôa & Reis 1991c, 1993b, 1994, Reis et al. 1992, Pessôa & Reis 1996).

A new species of spiny rat, *P. yonenagae* Rocha, 1995 belonging to the subgenus *Trinomys* was recently described by Rocha (1995). This species is quite remarkable because it departs, both in its habitat and morphology, from the remaining taxa in the subgenus *Trinomys* (Rocha, 1995). Contrary to most species of the subgenus *Trinomys* that occur in forests, *P. yonenagae* inhabits fossil sand dunes in a restricted area in the left bank of the São Francisco River in the state of Bahia in northeastern Brazil (Rocha 1995, Vivo 1997). This habitat is part of the Caatingas biome and is

characterized by unpredictable rainfall and semi-arid conditions, with vegetation including plants in the families Cactaceae and Bromeliaceae (Ab'Saber 1974). Morphologically, *P. yonenagae* differs from the other species of *Trinomys* by a combination of traits, including a well developed tail brush, large hind feet and an inflated bulla (Rocha, 1995), features usually associated with life in desert environments (Vaughan 1972, Nowak & Paradiso 1983).

The discovery of a new species that differs so noticeably from the remaining taxa in a group immediately raises the question of its phylogenetic relationships. Rocha (1995: 547) surmised that *P. yonenagae* is phylogenetically close to *P. albispinus*. His argument follows two lines of reasoning, one applying cladistic principles to morphological data and the other based on biogeographic data. The hypothesis advanced by Rocha (1995) is based on the following cladistic argument: *P. yonenagae* shares a most recent common ancestor with *P. albispinus* due to the presence in both species of only one counterfold in each molariform tooth, a presumptively shared derived condition (= synapomorphy). However, the presence of only one counterfold in the molariform teeth is not unique to *P. yonenagae* and *P. albispinus* since this condition is also present in *P. setosus* and *P. iheringi denigratus* Moojen (Moojen 1948). From a biogeographic point of view, Rocha (1995) argues that both species are found in the extreme northern range known for the subgenus *Trinomys*. Nevertheless, another taxon, *P. iheringi denigratus*, in reaching the state of Sergipe in northeastern Brazil (Pessôa et al. 1993) ranges even farther north than *P. yonenagae*. Rocha (1995) further argues that *P. yonenagae* and *P. albispinus* are the only species in the subgenus *Trinomys* to occur in open habitats, although it is known that *P. iheringi eliasi* Pessôa & Reis occurs in a similar environment in the coastal sand dunes in the state of Rio de Janeiro (Pessôa & Reis 1993b).

In this paper an alternative assessment of relationships of *P. yonenagae* is offered. Our approach differs from that pursued by Rocha (1995) in that we do not make deductions from the polarity of character states or make use of biogeographic data. The alternative hypothesis of systematic affinities of *P. yonenagae* is developed here from the viewpoint of characters that diagnose and define taxonomic units in the subgenus *Trinomys* as currently understood. Detailed surveys of qualitative morphological characters of the baculum have shown that this structure has features that uniquely diagnose the taxa currently recognized at the specific and subspecific levels in the subgenus *Trinomys* (Pessôa et al. 1992, Pessôa & Reis 1992a, 1993a,b, Pessôa et al. 1996). The baculum has also proven useful in the discovery of new taxa in the subgenus *Trinomys* (Pessôa et al. 1992, Pessôa & Reis 1993b). These results establish the baculum as a valuable morphological marker to define limits of taxonomic variation in the subgenus *Trinomys*, and qualitative bacular features are employed here to evaluate the morphologic affinities of *P. yonenagae*. Morphologic affinities of *P. yonenagae* are also explored from the perspective of cranial metric traits because craniometric data have provided useful quantitative descriptors of patterns of variation in the subgenera *Proechimys* and *Trinomys* (Pessôa et al. 1990, Pessôa & Reis 1991a, b, c, 1992b, 1994, Reis et al. 1992). The term affinity is used throughout this paper strictly in the sense of similarity.

Materials and methods

The specimens used in this study were identified using a combination of pelage and skull characters described by Moojen (1948, see also Pessôa et al. 1992, Pessôa & Reis 1993, Rocha 1995). The methodology for the study of qualitative bacular morphology in the subgenus *Trinomys* is detailed in Pessôa & Reis (1992a) and Pessôa et al. (1996). Briefly, for the study of bacular variation phalli were removed from skins, immersed in water for 24 hours and afterwards the bacula were dissected from surrounding tissues. Bacula were examined under a binocular microscope and morphological features, including shape of the proximal and distal ends, presence of apical wings, presence and location of lateral indentation, dorsoventral curvature and median depression were recorded. Bacular morphology was recorded from the following population samples: *P. dimidiatus* (Floresta da Tijuca, state of Rio de Janeiro: n = 5); *P. iheringi eliasi* (Barra de Maricá, state of Rio de Janeiro: n = 2); *P. iheringi bonafidei* Moojen (Fazenda Boa Fé, state of Rio de Janeiro: n = 4); *P. iheringi iheringi* Moojen (Ubatuba and Juréia, state of São Paulo: n = 1 and n = 3, respectively); *P. iheringi graciosus* Moojen (Santa Teresa, state of Espírito Santo: n = 5); *P. iheringi panema* Moojen (Campinho, state of Espírito Santo: n = 1); *P. iheringi paratus* Moojen (Capela de São Braz, Espírito Santo: n = 1); *P. iheringi denigratus* (Itabuna, Bahia: n = 4); *P. setosus* (Juiz de Fora, Peti, and Lagoa Santa; state of Minas Gerais: n = 2, n = 1 and n = 1, respectively); *P. albispinus* (Jaguaquara and Jequié, state of Bahia: n = 1 and n = 4, respectively); *P. moojeni* (Conceição do Mato Dentro, state of Minas Gerais: n = 1); *P. yonenagae* (Ibiraba, state of Bahia: n = 6).

The analysis of cranial affinities was based on seventeen cranial traits defined in Patton & Rogers (1983). Measurements were taken with digital calipers accurate to 0.01 mm interfaced to a microcomputer, as follows: greatest skull length, basilar length, palatal length A, palatal length B, upper tooth row, diastema, rostral length, nasal length, least interorbital constriction, rostral breadth, skull depth, rostral depth, maxillary breadth, zygomatic breadth, bulla length, post-palatal length, length of incisive foramen and mandible length. The following population samples were examined: *P. iheringi denigratus* (Itabuna, state of Bahia: n = 8); *P. iheringi panema* (Campinho, state of Espírito Santo: n = 5); *P. iheringi paratus* (Capela de São Braz and Cariacica, state of Espírito Santo: n = 4 and n = 6, respectively); *P. iheringi graciosus* (Santa Teresa, state of Espírito Santo: n = 12); *P. iheringi bonafidei* (Teresópolis, state of Rio de Janeiro: n = 10); *P. iheringi eliasi* (Barra de Maricá, state of Rio de Janeiro: n = 6); *P. iheringi iheringi* (Casa Grande, Boracéia, Island of São Sebastião and Iporanga, state of São Paulo: n = 10, n = 14, n = 6, n = 8, respectively); *P. albispinus* (Jequié, state of Bahia: n = 24); *P. yonenagae* (Ibiraba, state of Bahia: n = 17). Patterns of craniometric ordination and affinities amongst taxa of *Proechimys* were investigated using canonical variate analysis (CVA), a multivariate technique designed to display morphometric relationships among groups (Krzanowski 1988). CVA is used in systematic and evolutionary biology primarily as an exploratory procedure (e.g. Brown & Pérez-Mellado 1993, How et al. 1996), but since our interest is in the inference of craniometric affinities we incorporate to CVA resampling procedures that allow for the statistical inference of variability. Inferential information on the expected bounds of craniometric variability was added to CVA by superimposing confidence regions on the plotted centroids in the canonical diagram, following a theory recently developed by Ringrose (1996). Ninety-five percent confidence regions around centroids for each population sample were constructed using estimates of variances obtained by parametric bootstrapping (Ringrose 1996). The replicate data matrices were generated from the $N_p(\bar{x}_p, \Sigma)$ distribution, where p is the number of variables, \bar{x}_i is the vector of the i -th group means and Σ is the within-group variance-covariance matrix (formulae in Ringrose 1996). All computations were carried out with MatLab (Moler et al. 1987).

All specimens examined in this study are deposited in the Museu Nacional, Rio de Janeiro and Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

Results and discussion

In what follows we will describe the morphology of the baculum in the taxa allocated to the genus *Trinomys* and discuss the morphologic affinities of *P. yonenagae* from

the perspective of qualitative bacular traits. The morphological affinities of *P. yonenagae* will then be further evaluated from the viewpoint of quantitative cranial traits.

The baculum in the subgenus *Trinomys* is an elongate and narrow structure with a straight shaft (fig. 1). In *P. albispinus*, the baculum has a dorsoventral curvature and slightly tapered lateral indentations near the mid-shaft. The proximal end is paddle-shaped and pointed. The distal end has well-developed apical wings with a pronounced median depression. The shaft of the baculum in *P. moojeni* has a slight dorsoventral curvature and a tapered lateral indentation near the mid-shaft.

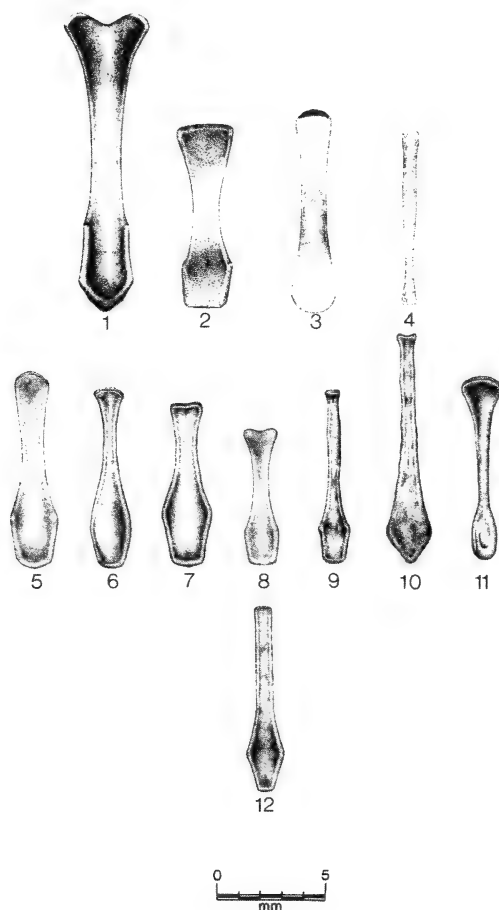


Fig. 1: Ventral view of bacula in the taxa of the subgenus *Trinomys*. The distal end is at the top. 1. *P. albispinus*, 2. *P. moojeni*, 3. *P. dimidiatus*, 4. *P. setosus*, 5. *P. iheringi denigratus*, 6. *P. iheringi panema*, 7. *P. iheringi graciosus*, 8. *P. iheringi bonafidei*, 9. *P. iheringi eliasi*, 10. *P. iheringi paratus*, 11. *P. iheringi iheringi*, 12. *P. yonenagae*.

Proximal end straight and paddle-shaped. The distal end has weakly developed apical wings. In *P. dimidiatus*, there is no dorsoventral curvature but there is a lateral indentation near the mid-shaft. The proximal and distal ends are evenly round, and the latter shows no development of apical wings or median depression. The baculum in *P. setosus* has no dorsoventral curvature and has a lateral indentation near the posterior tip. The proximal end is slightly paddle-shaped and the distal end is square with no development of apical wings or median depression. In *P. iheringi denigratus* and *P. iheringi panema*, the shaft has a dorsoventral curvature in the proximal, the proximal end is broad and round and the distal end is convex. The lateral indentation is near the middle of the shaft in the former and in the distal third in the latter subspecies. In *P. iheringi graciosus* the shaft has an accentuated dorsoventral curvature in the proximal third and a lateral indentation near the distal end. The distal end has a weak median depression. In *P. iheringi bonafidei* and *P. iheringi eliasi*, the shaft has a slight dorsoventral curvature in the proximal third, although they differ in the lateral indentation which is located near the middle in the former and in the proximal third in the latter. The distal end has an accentuated median depression in *P. iheringi bonafidei*. The baculum in *P. iheringi paratus* and *P. iheringi iheringi* has no dorsoventral curvature or lateral indentation. The distal end is concave and shows a slight median depression and the proximal end is broad and pointed in *P. iheringi paratus*. The distal and proximal ends are round in *P. iheringi iheringi*. Apical wings are present only in *P. iheringi bonafidei*. In *P. yonenagae*, the baculum is elongate and narrow with a straight shaft. Shaft with a slight dorsoventral curvature and a tapered lateral indentation in the proximal third. Proximal end paddle-shaped and the distal end has no apical wings or median depression. Table 1 summarizes the main qualitative morphological features of the baculum that in combination allow the identification of the taxa of the subgenus *Trinomys*.

The morphological features of the baculum surveyed above are sufficient to identify taxa currently recognized in the subgenus *Trinomys* of the genus *Proechimys*. The diagnostic features of the baculum that uniquely identify the taxa at the species and subspecies level include the shape of proximal and distal ends, the presence and degree of development of apical wings and the location of the lateral indentation in the shaft (fig. 1, Table 1; Pessôa & Reis 1992a, b, Pessôa et al. 1996). Although bacular morphology is not known to vary in *P. albispinus*, *P. moojeni*, *P. dimidiatus* and *P. setosus* (see Pessôa & Reis 1992 a, b, Pessôa et al. 1992), it becomes quite clear from the above descriptions that bacular morphology varies extensively within *P. iheringi*, mainly in the shape of the proximal and distal ends and in the dorsoventral curvature (fig. 1). It is also evident that the bacula in *P. i. iheringi* and *P. i. paratus* have quite distinct morphologies (fig. 1). These findings in association with craniometric data suggest that *P. i. iheringi* and *P. i. paratus* may actually be isolated at the specific level and *P. iheringi* in fact may represent a species complex (Pessôa & Reis 1994, Pessôa et al. 1996).

A comparison of the qualitative features of the baculum of *P. yonenagae* and that of the remaining forms in the subgenus *Trinomys* reveals that bacular morphology in this species has an overall shape similar to that found in taxa of the *P. iheringi* complex (fig. 1). In particular, the baculum in *P. yonenagae* shares characters with that of *P. i. denigratus*, *P. i. panema*, *P. i. graciosus*, *P. i. bonafidei* and *P. i. eliasi*.

The similarity in bacular morphology between *P. yonenagae* and these forms of *P. iheringi* is due to the presence of a dorsoventral curvature, the proximal end square or evenly round, and a lateral indentation in the shaft. The baculum of *P. yonenagae* is quite distinct in morphology from that of *P. albispinus*, whose bacular morphology is the most divergent amongst taxa in the subgenus *Trinomys* (fig. 1). The distinctiveness of bacular morphology in *P. albispinus* is due to the presence of well-developed apical wings with a pronounced median depression and a paddle-shaped proximal end (fig. 1; Pessôa & Reis 1992a). The qualitative analysis of bacular morphology indicates that, as evidenced by the overall shape of the baculum, *P. yonenagae* has affinities with taxa in the *P. iheringi* complex and not with *P. albispinus* as suggested by Rocha (1995).

We proceed now with a quantitative analysis of cranial affinities of these taxa. The simple question is whether *P. yonenagae* is craniometrically more similar to *P. albispinus* or to taxa in the *P. iheringi* complex. Figure 2 shows results obtained from 1,000 replications of the parametric bootstrap. Centroids for each taxon are indicated by a dot and the estimated bounds of craniometric variability are represented by ellipses derived from the parametric bootstrap. The confidence region for *P. yonenagae* overlaps completely with those of *P. iheringi* along the first canonical variate. On the other hand, *P. yonenagae* and *P. iheringi* ellipses are completely separated from *P. albispinus* along this axis, which alone accounts for more than half (56.62 %) of the variation in the seven canonical variates. This result suggests that *P. yonenagae* is craniometrically more similar to taxa in the *P. iheringi* complex than to *P. albispinus*. The inference of expected craniometric variability afforded by the construction of confidence regions allows us to further investigate

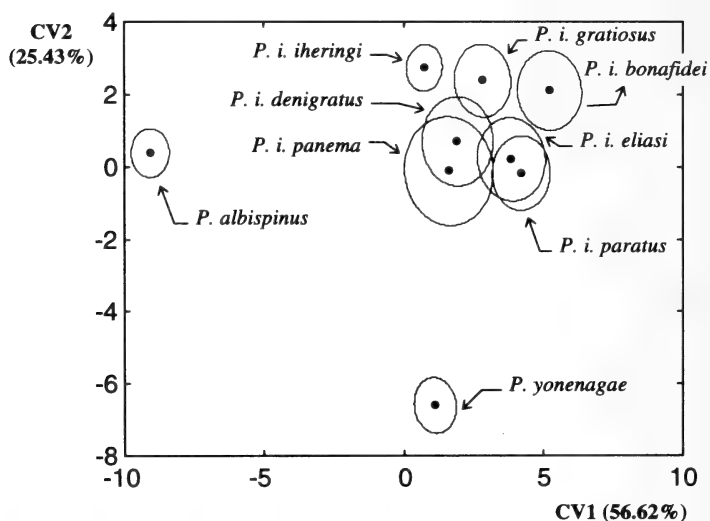


Fig. 2: Bivariate plot of centroids, indicated as dots, and 95 % parametric bootstrap confidence regions derived from a canonical variate analysis for *P. yonenagae*, *P. albispinus* and taxa in the *P. iheringi* complex.

craniometric affinities by plotting the centroids of *P. yonenagae* and *P. albispinus* on the morphometric space defined by the *P. iheringi* complex. We have done so by performing a canonical variate analysis including only the data for the *P. iheringi* complex and then projecting the centroids of *P. yonenagae* and *P. albispinus* onto the canonical axes defined for the *P. iheringi* data set. The confidence regions for the centroids of *P. yonenagae* and *P. iheringi* were calculated using Ringrose's results on simplified confidence regions (1996: 578; formula 4). These regions can be obtained in a closed form and do not depend on bootstrap resampling and can be used in this case because the data for *P. yonenagae* and *P. iheringi* were not used to calculate the canonical axes, and, therefore, are independent of them. Figure 3 shows the centroids for *P. yonenagae* and *P. albispinus* projected onto the morphometric space defined by the taxa in the *P. iheringi* complex. It can be seen that the centroid and confidence region for *P. yonenagae* fall well within the 95 % confidence region of the subspecies of *P. iheringi*, reinforcing the pattern of morphometric affinities described above. Since this result reflects the projection of the first two canonical variates alone, it was checked by computing the Mahalanobis D^2 distances (Mardia et al. 1979: 31) between centroids in all taxa in the space defined by the seven canonical variates (Table 2). Mahalanobis D^2 distances separating *P. yonenagae* and taxa in the *P. iheringi* complex are smaller (3.4965–5.5363) than the distance between *P. yonenagae* and *P. albispinus* (8.4645), confirming that *P. yonenagae* is craniometrically closer to taxa in the *P. iheringi* complex.

The results obtained using qualitative features of the baculum and quantitative traits of the skull indicate that *P. yonenagae* has morphological affinities with taxa in the *P. iheringi* complex and not with *P. albispinus*. As emphasized earlier, the

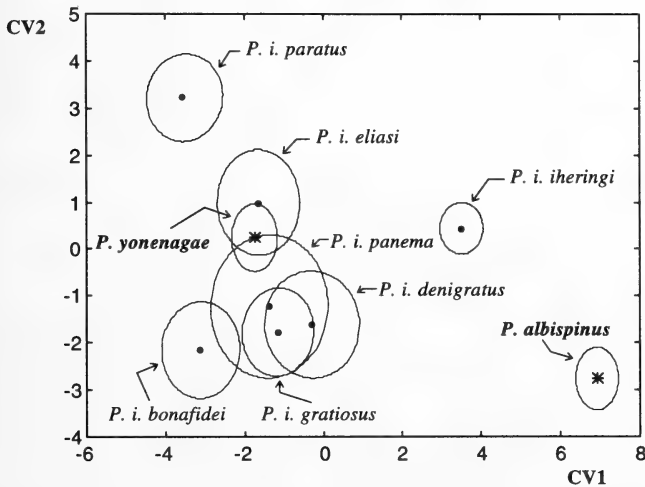


Fig. 3: Bivariate plot of centroids, indicated as dots, and 95 % parametric bootstrap confidence regions derived from a canonical variate analysis for the *P. iheringi* complex. The centroids for *P. yonenagae* and *P. albispinus* are indicated as asterisks. The 95 % confidence ellipses for *P. yonenagae* and *P. albispinus* were constructed using the approach described in Ringrose (1996: 578; formula 4).

Table 1: Diagnostic qualitative features of the bacular morphology in *P. albispinus*, *P. moojeni*, *P. dimidiatus*, *P. setosus*, the subspecies of *P. iheringi* and *P. yonenagae*. Morphological features include the shape of the proximal and distal ends, presence or absence of apical wings and location of the lateral indentation in the shaft of the baculum.

Taxon	Qualitative bacular features			
	Proximal end	Distal end	Apical wings	Lateral indentation
<i>P. albispinus</i>	paddle-shaped	concave	present (well-developed)	middle
<i>P. moojeni</i>	paddle-shaped	concave	present (weak)	middle
<i>P. dimidiatus</i>	evenly round	evenly round	absent	middle
<i>P. setosus</i>	paddle-shaped	square	absent	absent
<i>P. iheringi denigratus</i>	round	concave	absent	middle
<i>P. iheringi panama</i>	round	concave	absent	distal third
<i>P. iheringi gratiosus</i>	tapered	convex	absent	distal third
<i>P. iheringi bonafidei</i>	square	convex	present (weak)	middle
<i>P. iheringi eliasi</i>	tapered	straight	absent	proximal third
<i>P. iheringi paratus</i>	pointed	convex	absent	absent
<i>P. iheringi iheringi</i>	round	concave	absent	absent
<i>P. yonenagae</i>	paddle-shaped	straight	absent	proximal third

Table 2: Mahalanobis D^2 distances between centroids of subspecies of *P. iheringi*, *P. yonenagae* and *P. albispinus*. Distances calculated in the space defined by the seven canonical variates.

	<i>P. i. denigratus</i>	<i>P. i. panama</i>	<i>P. i. paratus</i>	<i>P. i. gratiosus</i>	<i>P. i. bonafidei</i>	<i>P. i. iheringi</i>	<i>P. i. eliasi</i>	<i>P. yonenagae</i>
<i>P. i. panama</i>	1.3843							
<i>P. i. paratus</i>	2.1363	2.1448	1.8341					
<i>P. i. gratiosus</i>	1.3155	1.6990	1.7164	1.9398				
<i>P. i. bonafidei</i>	2.9419	2.9882	3.3487	2.0875	3.9016			
<i>P. i. iheringi</i>	1.6094	2.3460	3.3487	1.5588	1.9965	2.8038		
<i>P. i. eliasi</i>	1.5714	2.1259	1.0064	4.7710	5.5363	4.7552	4.0375	
<i>P. yonenagae</i>	3.7675	3.4965	4.1205	9.0257	10.8398	7.5739	9.7655	
<i>P. albispinus</i>	8.3231	8.0995	10.0327					8.4645

approach followed here was based on the structure of taxonomic variation uncovered from qualitative bacular morphology and cranial metric traits for taxa in the subgenus *Trinomys* as a whole. The primary intent of this note was to inquire into the possible morphologic affinities of the new species, *P. yonenagae*, and the pattern that emerged should be perceived solely as an alternative view of relationships. Further understanding of morphological evolution in *P. yonenagae* will have to be framed in the context of independently derived hypotheses of phylogenetic relationships such as those generated by molecular markers.

Acknowledgements

We are indebted to L. F. B. de Oliveira, J. A. de Oliveira (Museu Nacional, Rio de Janeiro) and H. A. Britski (Museu de Zoologia, São Paulo) for allowing us to examine specimens under their care. We are thankful to the anonymous reviewer for making suggestions and comments that greatly improved the manuscript. We thank M. F. Pessôa for the drawings of the bacula. Research supported by a grant from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (1996/3429-0). Work by SFR and LMP is supported by research fellowships from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

Zusammenfassung

Proechimys yonenagae gehört zu den Stachelratten innerhalb der Nagerfamilie Echimyidae. Kürzlich wurde ihr Vorkommen im Caatingas-Biom in Nordbrasilien, einer Region mit semi-aridem Klima, beschrieben. *P. yonenagae* weicht im Habitat von den übrigen Taxa der Gattung ab, da sie fossile Sanddünen bewohnt. Morphologisch unterscheidet sich diese Art durch Merkmale, die üblicherweise das Leben in Wüstengebieten charakterisieren, z. B. eine ausgeprägte Schwanzbürste, lange Hinterbeine und aufgewölbte Ohrblasen. In der Originalbeschreibung wurde aus kladistischen und biogeographischen Gründen die Vermutung ausgesprochen, das *P. yonenagae* phylogenetisch *P. albispinus* nahesteht. Hier wird eine alternative Hypothese dargestellt, die von der morphologischen Variation qualitativer Merkmale des Baculums und quantitativer Schädelmerkmale ausgeht. Die Ergebnisse zeigen, daß *P. yonenagae* morphologisch den Taxa des *P. iheringi*-Komplexes nähersteht als *P. albispinus*.

References

- Ab'Saber, A. N. (1974): O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas brasileiras. — *Geomorfologia* 43: 1–37.
- Brown, R. P. & V. Pérez-Mellado (1993): Population differentiation in scalation in the Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). — *J. Zool.* 230: 451–458.
- How, R. A., L. H. Schmitt, L. H. & A. Suyanto (1996): Geographical variation in the morphology of four snake species from the Lesser Sunda Islands, eastern Indonesia. — *Biol. J. Linn. Soc.* 59: 439–456.
- Krzanowski, W. J. (1988): Principles of multivariate analysis: A user's perspective. — Clarendon Press, Oxford.
- Mardia, K. V., J. T. Kent & J. M. Bibby (1979): Multivariate analysis. — Academic Press, London.
- Moler, C., J. Little & S. Baugert (1987): PC-MATLAB User's guide, version 3.2-PC. — The Mathworks, Inc., Sherborn.
- Moojen, J. (1948): Speciation in the Brazilian spiny rats (Genus *Proechimys*, Family Echimyidae). — *Univ. Kans. Publ., Mus. Nat. Hist.* 1: 301–406.

- Nowak, R. M. & J. L. Paradiso (1983): Walker's mammals of the world. — 4th Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Patton, J. L. (1987): Species groups of spiny rats genus *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). — *Fieldiana: Zoology*, n.s. 39: 305–345.
- Patton, J. L. & M. A. Rogers (1983): Systematic implications of non-geographic variation in spiny rats *Proechimys* (Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 48: 363–370.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1990a): Geographic variation in *Proechimys dimidiatus* (Günther). — *Zool. Anz.* 225: 383–390.
- Pessôa, L. M., J. A. de Oliveira & S. F. dos Reis (1990b): Quantitative cranial character variation in selected populations of the *guyannensis*-group of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from Brazil. — *Zool. Anz.* 225: 396–400.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1991a): Natural selection, morphologic divergence and phenotypic evolution in *Proechimys dimidiatus* (Rodentia: Echimyidae). — *Brazil. J. Genetics* 14: 705–711.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1991b): The contribution of cranial indeterminate growth to nongeographic variation in adult *Proechimys albispinus*. — *Z. Säugetierk.* 56: 219–224.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1991c): Cranial infraspecific differentiation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 56: 36–40.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1992a): Bacular variation in the subgenus *Trinomys*, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 57: 100–102.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1992b): An analysis of morphological discrimination between *Proechimys dimidiatus* and *Proechimys iheringi* (Rodentia: Echimyidae). — *Zool. Anz.* 228: 189–200.
- Pessôa, L. M., J. A. de Oliveira & S. F. dos Reis (1992): A new species of spiny rat genus *Proechimys*, subgenus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 57: 39–46.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1993a): *Proechimys dimidiatus*. — *Mammalian Species* 441: 1–3.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1993b): A new subspecies of *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae) from the state of Rio de Janeiro, Brazil. — *Z. Säugetierk.* 58: 181–190.
- Pessôa, L. M., S. F. dos Reis, M. Passamani & S. Mendes (1993): Notes on the distribution of *Proechimys iheringi denigratus*, *Proechimys iheringi paratus* and *Proechimys iheringi gratusus* in eastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). — *Zool. Anz.* 231: 21–23.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1994): Systematic implications of craniometric variation in *Proechimys iheringi* Thomas (Rodentia: Echimyidae). — *Zool. Anz.* 232: 181–200.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1996): *Proechimys iheringi*. — *Mammalian Species* 536: 1–4.
- Pessôa, L. M., S. F. dos Reis & M. F. Pessôa (1996): Bacular variation in subspecies taxonomy of the Brazilian spiny rat *Proechimys (Trinomys) iheringi* (Rodentia: Echimyidae). — *Stud. Neotr. Fauna Environ.* 31: 129–132.
- Reis, S. F., L. M. Pessôa & B. Bordin (1992): Cranial phenotypic evolution in *Proechimys iheringi* (Rodentia: Echimyidae). — *Zool. Scr.* 21: 201–204.
- Reis, S. F. & L. M. Pessôa (1995): *Proechimys albispinus minor*, a new subspecies from the state of Bahia, northeastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 60: 181–190.
- Ringrose, T. J. (1996): Alternative confidence regions for canonical variates analysis. — *Biometrika* 83: 575–587.
- Rocha, P. L. B. (1995): *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. — *Mammalia* 59: 537–549.
- Vaughan, T. A. (1972): *Mammalogy*. — Saunders, Philadelphia.
- Vivo, M. de. (1997): Mammalian evidence of historical ecological change in the caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. — *J. Comp. Biol.* 2: 65–73.

Dr. Leila Maria Pessôa, Departamento de Zoologia, IB, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 21941-590 Rio de Janeiro, RJ, Brazil. — Dr. Fernando José Von Zuben, Departamento de Computação e Automação, FEEC, Universidade Estadual de Campinas, 13083-970 Campinas, SP, Brazil. — Dr. Sérgio Furtado dos Reis, Departamento de Parasitologia, IB, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas, SP, Brazil.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 2	S. 179–203	Bonn, Oktober 1998
--------------------	--------	------	------------	--------------------

Brut- und Zugvogelbeobachtungen auf Fuerteventura, 1992–1994

Herbert Schifter & Theresia Schifter

Abstract. During first visits in 1992 and two stays of three weeks each in spring 1993 and 1994 in Fuerteventura, Canary Islands (Spain) most areas of the island were visited and all together 67 species of birds could be observed. Among the resident species breeding activities could be confirmed for 21 species. Among the migratory birds rare visitors to the island observed in 1993 and 1994 were Spoonbill (*Platalea leucorodia*), Blue-winged Teal (*Anas discors*), Marbled Duck (*Marmaronetta angustirostris*), Great Black-backed Gull (*Larus marinus*), Slender-billed Gull (*Larus genei*), Sooty Tern (*Sterna vittata*) and Great Spotted Cuckoo (*Clamator glandarius*). Goldfinches (*Carduelis carduelis*) rarely recorded more recently could be found in two localities. Special attention is drawn to the restricted distribution of Sardinian Warblers (*Sylvia melanocephala*) in Fuerteventura being confined there to dry river beds (barrancos) with tamarisks which should be protected more effectively. Remarks on the systematic status of some of the breeding birds are added as well as a few observations from the island of Lanzarote.

Key words. Canarian Islands, Fuerteventura, endangered habitats and species, bird conservation, tourism and birds.

Die Vogelsammlung des Naturhistorischen Museums ist durch die Tätigkeit zweier Österreicher auf den Kanarischen Inseln besonders eng mit diesen verbunden. Es waren dies der Hauptmann Johann Polatzek (1838–1927) und Rudolf von Thanner (1872–1922). Polatzek hat sich von 1902–1904 auf den Kanaren aufgehalten und vor allem der bis dahin wenig beachteten Insel Fuerteventura besondere Aufmerksamkeit geschenkt. So hat er nach seiner Rückkehr nicht nur einen ausführlichen Bericht über seine Erfahrungen verfaßt (Polatzek 1908, 1909), sondern im Jahre 1907 wurde auch ein großer Teil seiner Sammlungen für das Naturhistorische Museum Wien (in der Folge als NMW abgekürzt) erworben. Fast gleichzeitig mit ihm ist Rudolf von Thanner nach Teneriffa gekommen, der bis 1919 dort gelebt und neben den anderen Inseln der Kanaren auch Fuerteventura mehrmals besucht hat (Thanner 1905, 1908, 1910, 1914). Von ihm gesammelte Vögel und Gelege sind an das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (in der Folge als ZFMK abgekürzt) und vor allem mit der Kollektion Tschuis zu Schmidhoffen 1906 und 1914 an das NMW gelangt. Beobachtungen Polatzeks und von Thanners hat aber auch der englische Ornithologe David Armitage Bannerman schon in seine früheren Publikationen (1914 bzw. 1919) ebenso wie 1963 in den ersten Band seiner "Birds of the Atlantic Islands", den er der Ornithologie der Kanaren gewidmet hat, aufgenommen. Bannerman hat selbst Fuerteventura besucht, aber gerade diese Insel blieb danach lange ein ornithologisch wenig erforschtes Gebiet.

Besonders Fuerteventura hat aber neuerdings vor allem im Zusammenhang mit dem als gefährdet eingestuften endemischen Kanarenschmätzer (*Saxicola dacotiae*) und dem starken Rückgang der nur hier vorkommenden Unterart der Kragentrappe

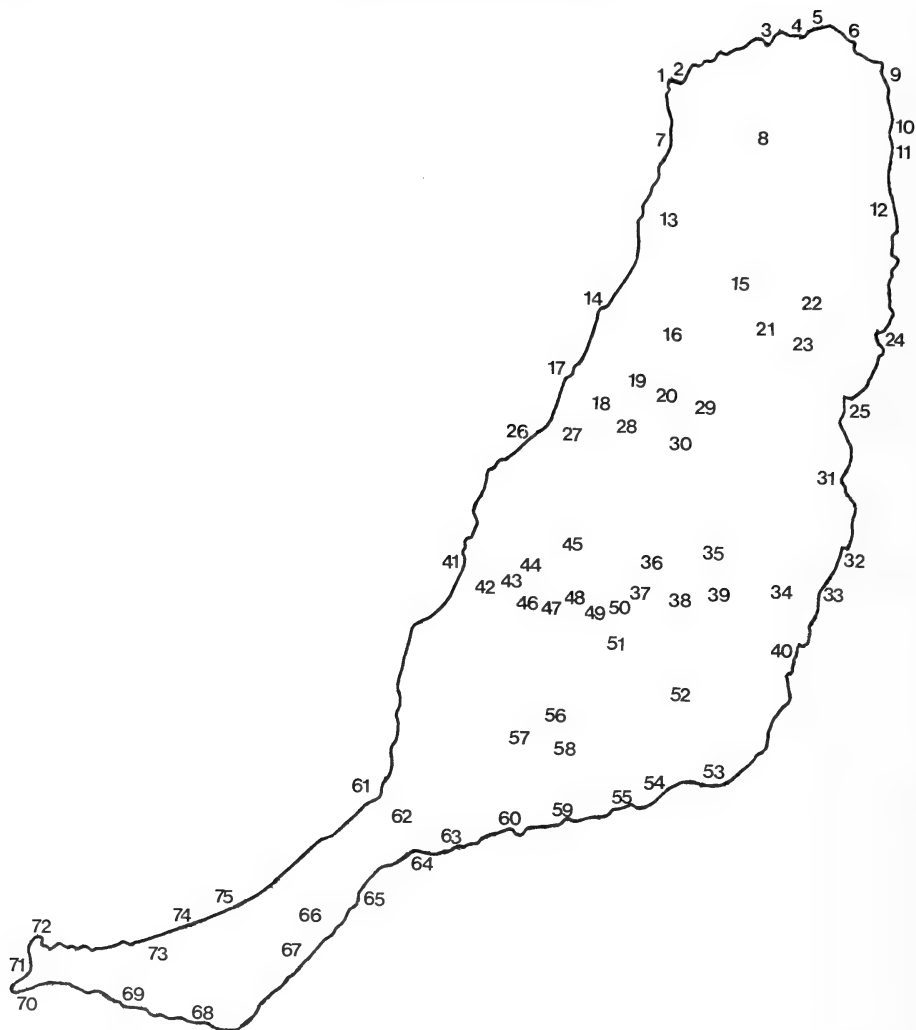


Abb. 1: Die im Text erwähnten Fundorte auf Fuerteventura. — 1 Faro de Toston und Punta de la Ballena; 2 Caleta de Marrajo; 3 Majanicho; 4 Caleta del Barco; 5 Playa del Bajo de la Burra; 6 Corralejo; 7 El Cotillo; 8 Lajares; 9 Playa del Medano; 10 Playa del Moro; 11 Playita del Poris; 12 Monte Roja; 13 Barranco Esquinzo; 14 Punta de Paso Chico; 15 La Oliva; 16 Tindaya; 17 Los Molinos; 18 Barranco des Molinos; 19 Los Parcellos; 20 Tefia; 21 Vallebron; 22 Caldereta; 23 Guisgüey; 24 Puerto Lajas; 25 Puerto del Rosario; 26 Aguas Verdes; 27 Barranco del Valle; 28 Embalse de Los Molinos; 29 Casillas del Angel; 30 Ampuyenta; 31 El Matoral; 32 Caleta del Fuste (El Castillo); 33 Las Salinas (Playa del Muellito); 34 Barranco de la Torre; 35 Triquivijate; 36 Antigua; 37 Valle de Ortega; 38 La Corte; 39 Jonquillo; 40 Pozo Negro; 41 Ajuy; 42 Barranco de Ajuy; 43 Barranco und Embalse de Las Penitas; 44 Vega do Rio Palmas; 45 Betancuria; 46 Barranco de Pajara; 47 Pajara; 48 Toto; 49 Degollada de la Sice; 50 Tiscamanita; 51 Tuineje; 52 Malpais grande; 53 Penon del Roque; 54 Las Playitas; 55 Gran Tarajal; 56 Tesejerague; 57 El Cardon; 58 Montana Tirba; 59 Ginginimar; 60 Tarajalejo; 61 La Pared; 62 Isthmus de la Pared; 63 La Lajita; 64 Casas de Matas Blancas; 65 Playa de Sotavento de Jandia; 66 Barranco de Pecenescal; 67 Barranco del los Canarios; 68 Puerto del Morro Jable; 69 Punta del Viento; 70 Punta de Jandia; 71 Playa de Oyos; 72 Punta Pesebre; 73 Cofete; 74 El Islote; 75 Playa de Barlavento de Jandia.

(*Chlamydotis undulata fuerteventurae*) stärkere Beachtung gefunden und ist Ziel eingehender Untersuchungen vor allem seitens des International Council for Bird Preservation (ICBP) geworden (Shirt 1983, Collins 1984, Collar & Stuart 1985, Osborne 1986, Löhrl 1987). Diese und die traditionelle Verbundenheit des NMW mit den Kanarischen Inseln haben auch uns zu ornithologischer Tätigkeit im Rahmen zunächst privater Aufenthalte bewogen, bevor wir uns nach 2 Kurzbesuchen von der benachbarten Insel Lanzarote aus (am 13. bzw. 16. 10. 1992) vom 20. 2. bis zum 13. 3. 1993 und vom 5. — 26. 3. 1994 jeweils 3 Wochen auf Fuerteventura aufgehalten haben, so daß wir auf 2 Jahre verteilt das Brut- und Zuggeschehen über einen Zeitraum von zusammen 5 Wochen verfolgen konnten. Dabei wurden von uns 67 Vogelarten beobachtet, darunter fast alle von der Insel bekannten Brutvögel; für 21 Arten konnten Brutaktivitäten nachgewiesen werden. Weiters sind hier einzelne Beobachtungen vom vorausgehenden Aufenthalt auf Lanzarote (29. 9. — 20. 10. 1992) eingefügt.

Graureiher, *Ardea cinerea*

1993 nur wenige Beobachtungen: 1 Ex. an Wasserbehälter bei Abzweigung nach Gran Tarajal am 9. 3., 1 imm. Ex. an Wasserreservoir bei Triquivijate.

Am 6. 3. 1994 im Barranco de la Torre 1 ad. Ex. bei kleinem Gewässer.

Am 10. 3. 1994 1 Graureiher in Pajara, ein weiterer am 15. 3. 1994 an Wasserreservoir bei Triquivijate. Am 17. 3. 1994 im Malpais grande 1 Ex. Seltener an der Meeresküste: Am 22. 3. 1994 an der Playa de Ojos 1 Exemplar, am 24. 3. 1994 2 Graureiher an Gezeitengerinne an der Playa de Sotavento. Im Gegensatz dazu eine größere Zahl auf Lanzarote im Hafen von Arrecife (dort am 11. 10. 1992 8 Exemplare, ein weiteres schon am 5. 10. 1992 auf La Isleta).

Seidenreiher, *Egretta garzetta*

1993 an der Ostküste vom Faro de Toston bis zur Playa de Sotavento meist an Felsküste ständig festgestellt, nur bei letzterer auf Sandstrand. Bei Caleta de Fuste zwischen 21. 2. und 8. 3. jeweils 1—4 Seidenreiher anwesend, am 12. 3. sogar 7 Exemplare bei Flut auf Felsinsel rastend, sonst gelegentlich aggressiv zueinander und guten Fangplatz gegenüber Artgenossen verteidigend.

Im März 1994 an der Felsküste bei Caleta de Fuste stets 2—3 Exemplare anwesend, an der übrigen Ostküste immer wieder einzelne Exemplare, auch am Sandstrand der Playa Sotavento, aber nur ausnahmsweise an der Steilküste im Westen. Außerdem an kleinen, 1994 noch vorhandenen Restgewässern in den Barrancos, so regelmäßig 1—2 Ex. im Barranco de la Torre, am Embalse de los Molinos am 9. 3. 94 sogar insgesamt 7 Seidenreiher.

Auf Lanzarote am 5. 10. 1992 4 Ex. auf La Isleta und am 11. 10. 1992 7 Ex. im Hafen von Arrecife, wo schon 1979 nach Shirt (1983) und im März 1984 auch nach Osborne (1986) beobachtet. Von Bannerman (1963) nur als gelegentlicher Besucher der Kanaren bezeichnet, aber wohl regelmäßig anwesend und inzwischen von allen Inseln nachgewiesen (Emmerson et al. 1994).

Kuhreiher, *Ardeola ibis*

Auf Fuerteventura nicht gesehen, aber am 30. 9. 1992 2 Exemplare auf offener Ruderalfläche östlich von Playa Blanca an der Südküste von Lanzarote, dort auch noch am nächsten Tag anwesend, aber nach Störung abziehend. Als gelegentlicher Besucher der Kanarischen Inseln bekannt (Bannerman 1963, Demont 1977), aber erster Brutnachweis 1994 in Arrecife, Lanzarote (Gantlett 1995).

Löffler, *Platalea leucorodia*

Am 21. 2. 1993 1 immatures Ex. an der Lavaküste südlich Caleta de Fuste, hält sich am 22. 3. noch an derselben Stelle auf, danach nicht mehr beobachtet. Als unregelmäßiger

Besucher auf dem Zuge bekannt (Bannerman 1963), aber neuerdings weder von Shirt (1979) noch von Osborne (1986) festgestellt. Im Sommer 1965 sind jedoch 3 Löffler in den Salinen von Janubio auf Lanzarote beobachtet worden (Johnston, Campbell & Rolwegan 1967).

Zwergflamingo, *Phoeniconaias minor*

Am 12. 10. 1992 am flachen Strand von Puerto del Carmen (Lanzarote) 2 Exemplare beobachtet und von W. Zotter (pers. Mitt.) gefilmt. Der Zwergflamingo wird von Emmerson et al. (1994) als gelegentlicher Besucher Lanzarotes und Fuerteventuras aufgelistet. Die in den Salinen von Janubio im Sommer 1965 beobachteten Ex. waren hingegen Rosaflamingos (Johnston, Campbell & Rolwegan 1967), ebenso die neuerdings auf Fuerteventura festgestellten Exemplare (European News, Brit. Birds 87: 312, 1994).

Blauflügelente, *Anas discors*

Am 9. 3. 1994 3 unausgefärbte Männchen mit bereits deutlich ausgeprägtem, nierenförmigem Wangenfleck auf dem Embalse de los Molinos zunächst in abgelegene Bucht fliegend, später am westlichen Abschnitt nahe der Staumauer frei sichtbar. Erste Feststellung auf den Kanarischen Inseln am 9. 1. 1988 auf Gran Canaria (De Juana 1990), nachdem diese amerikanische Ente bereits 1987 in Spanien beobachtet worden ist (Lewington, Alström & Colston 1991). Auf Fuerteventura erstmals im Februar 1993 im Embalse de los Molinos ein Männchen festgestellt, im Oktober 1993 dort schon die wahrscheinlich auch von uns beobachteten 3 Männchen anwesend (Gantlett 1994).

Marmelente, *Marmaronetta angustirostris*

Am 9. 3. 1994 zunächst 1 Ex., kurz danach 3 weitere Marmelenten auf dem Embalse de Los Molinos westwärts abfliegend, dieselben später in einem südlichen Zufluß schwimmend bzw. ruhend beobachtet und von 2 dort befindlichen weißen Hausenten verfolgt, ziemlich scheu auf Beobachtung vom anderen Ufer reagierend. Der erste Nachweis einer Marmelente auf Fuerteventura erfolgte zwischen dem 15. und 19. 5. 1992 bei Tesejerague (De Juana 1993); 1993 wurden im Embalse de los Molinos bis zu 10 Ex. festgestellt (Gantlett 1994). Früher Brutvogel im Charco von Maspalomas auf Gran Canaria (Bolle 1857), wo sie nach von Thanner (1910) vermutlich auch 1909 gebrütet hat; Bannerman hat sie dort noch 1912 und Cecil Smeed 1914 angetroffen, aber seither ist die Marmelente auf Gran Canaria offenbar nicht mehr festgestellt worden (Bannerman 1963) und wird von Emmerson et al. (1994) nur für Fuerteventura und Teneriffa angeführt.

Fischadler, *Pandion haliaetus*

Im Februar 1993 und Anfang März dieses Jahres überhaupt nicht beobachtet. Am 18. 3. 1994 im südlichen Teil der Playa de Sotavento de Jandia 1 adultes Ex. um 10.00 Uhr auf dem Boden im Gezeitengerinne auf einem Autoreifen mindestens $\frac{1}{2}$ Stunde ruhig sitzend, schließlich aber von sich nähernden Touristen gestört und auffliegend. Etwa 10 Minuten später kehrt es an die Küste zurück und erbeutet dort im flachen Wasser einen ca. 30 cm langen Fisch, mit dem es landeinwärts abfliegt; es wird dabei von einer adulten Silbermöwe attackiert und bis zum Steilabfall verfolgt, wo es sich schließlich auf den Sandboden niederläßt und mit der Beute befaßt. Am 23. 3. 1994 ein adultes Ex. an der Playa del Bajo de la Burra (W Corralejo) auffliegend und meerwärts nach N abziehend. Am 24. 3. 1994 1 immatures Ex. am Isthmus von Pared um 9.30 Uhr an felsigem Steilabfall sitzend und nach einiger Zeit schließlich landeinwärts abfliegend.

Polatzek (1908) hat den Fischadler auf Fuerteventura noch als Brutvogel angetroffen, wo „ein Horst an den nordwestlichen und einer an den westlichen Strandwänden“ stand. Am 13. bzw. 15. 5. 1904 hat er sogar ein Paar gesammelt, das sich im NMW befindet (Balg Nr. 30.489 und 30.490). Heute ist der Fischadler zwar noch Brutvogel auf Lanzarote und den westlichen Inseln der Kanaren, besucht aber Fuerteventura nur mehr auf dem Zuge (Día Reyes, Trujillo Ramirez & Hernandez Yanez 1986). Im April 1979 wurde von der ICBP Expedition überhaupt

kein Fischadler beobachtet (Shirt 1983), während 1984 nach Osborne (1986) zwischen dem 5.—16. April 1984 insgesamt 5 Ex. gezählt worden sind. Schon die Cambridge Zoological Expedition hat im August und September 1957 auf Fuerteventura nur einen Fischadler während 3 aufeinanderfolgender Tage gesehen (Hooker 1958). 1983 wurden auf den kanarischen Inseln 13 Paare gezählt, von denen 8 nisteten (Diaz Reyes, Trujillo Ramirez & Hernandez Yanez 1986). Die gegenwärtige Brutpopulation wird mit 10—13 Paaren angenommen (European News, Brit. Birds 87: 315, 1994).

Schmutzgeier, *Neophron percnopterus*

1993 zumindest 24 Exemplare weit über die Insel verteilt beobachtet, darunter 3 immature Ex. Am 5. 3. 1993 ein Paar am Barranco des Molinos kreisend und später an möglichem Nistplatz am Steilabfall aufsitzend, am 11. 3. 1 ad. S Puerto del Morro Jable nahe Punta del Viento von 2 Kolkraben am Boden attackiert; größte Ansammlung (von 5 Ex.) am 10. 3. am Hang des Cercado Viejo zwischen Triquivirjate und Puerto del Rosario.

Am 6. 3. 1994 1 Paar über Nordhang des Barranco de la Torre kreisend, dort am 12. 3. 2 ad. wiedergesehen. Am 9. 3. 2 adulte Ex. im Barranco de los Molinos tief fliegend, ein weiteres ad. Ex. am linken Berghang kreisend, um 14.00 Uhr wohl das schon am Vormittag beobachtete Paar über Los Parcelas. Am 10. 3. 1994 bei El Cardon 1 adultes Ex. Am 14. 3. 1994 2 auffallend dunkle imm. Ex. im Malpais grande fliegend. Am 16. 3. 1994 an der Westküste nördlich von Punta de Paso Chico 2 Ex. (1 ad., 1 fast ad.) knapp nach 9.00 Uhr am Steilabfall der Westküste auf- und entlangfliegend und schließlich nebeneinander aufsitzend, gleichzeitig 2 weitere ad. über nächster Bucht kreisend und 1 Schmutzgeier westlich von Punta de Paso Chico. Um ca. 14.00 Uhr desselben Tages 1 Paar (wohl eines der vorher beobachteten) unmittelbar über Tindaya gesehen. Am 18. 3. 1994 1 Paar mit 1 noch ganz dunkelbraunem juv. bei Rosa del los James vor Tesejerague am Hang des Montana Tirba kreisend, am gleichen Tag 1 weiteres ad. Ex. westlich Tuineje und 1 ad. Paar am Stausee Las Penitas. Am 20. 3. 1994 2 Ex. im Barranco de la Torre bei Jonquillo, 1 weiteres Ex. im Barranco del Valle östlich Aguas Verdes. Am 24. 3. 1994 bei La Pared 1 ad. und 1 imm. abfliegend, später wohl dieselben Ex. an der Ostseite des Isthmus von Pared bei Casas de Matas Blancas wiedergesehen. Auch 1994 dürfte es sich um insgesamt 24 verschiedene Exemplare gehandelt haben. In beiden Jahren allerdings keine solchen Konzentrationen, wie sie noch 1984 von der ICBP-Expedition bei Lajares festgestellt worden sind (11 Ex., Osborne 1986); das dort mit 3:1 angegebene Verhältnis der adulten zu den immaturen Exemplaren hat 1994 4:1 betragen.

Auf den Kanaren gelten März und April als hauptsächliche Brutzeit und die Gelege bestehen gewöhnlich aus 2 Eiern (Bannerman 1963). Im NMW befinden sich jedoch nur drei von Johann Polatzek stammende, einzelne Eier vom 23. 3., 23. 4. und 26. 4. 1904, das späteste diesem bekannte Datum (Polatzek 1908). Es gibt keine genaueren Angaben, wo sich die Horste befanden, aber Polatzek hat 2 Nistplätze im „Barranco de Cabras“ (westlich Puerto del Rosario) gesehen.

Mäusebussard, *Buteo buteo insularum*?

1993 einzelne Ex. bei Agua de Bueyes, im Barranco de la Torre und bei Morro del Jable, ein Paar bei Risco del Paso. Am 10. 3. 1994 zuerst bei der Abzweigung nach Valle de Ortega 2 Exemplare kreisend, am 21. 3. 1994 beim Barranco vor dem Stausee Las Penitas ein weiterer Bussard in großer Höhe, wo wir schon am 13. 10. 1992 ein einzelnes Ex. gesehen hatten. Am 23. 3. 1994 wird ein Bussard (mit einer fehlenden Schwungfeder am linken Flügel) bei La Oliva über Weg nahe Berghang von einem Kolkraben attackiert, was auch schon von Shirt (1979) mitgeteilt worden ist. 1993 beobachteten wir auch, wie 2 einzelne Exemplare jeweils von Turmfalken angegriffen worden sind.

Bussarde auf Fuerteventura schon nach Polatzek (1908) weniger häufig als auf den westlichen Inseln, nach Bannerman (1963) ausdrücklich als selten bezeichnet. Da durch die spanische Naturschutzorganisation ICONA bei La Oliva Vertreter der Nominatform freigelassen worden sind (Shirt 1983) und im Feld eine Unterscheidung von der endemischen Unterart nicht möglich ist, kann über die Unterartzugehörigkeit der von uns beobachteten Ex. nichts gesagt werden. Im NMW befindet sich das von Polatzek (1908) angeführte Exemplar aus

Fuerteventura vom 25. 5. 1904, das er ohne genauere Zuordnung unter „*Buteo buteo* subsp.“ anführt. Auch die 3 Syntypen des von Polatzek an derselben Stelle als neue Unterart beschriebenen *Buteo buteo lanzarotae* sind im NMW vorhanden; Polatzek hat den Bussard von Lanzarote wegen der geringeren Größe und verschiedener Färbung abgetrennt, denjenigen von Fuerteventura aber nicht dazu gerechnet. *B. b. lanzarotae* ist schon von Hartert (1914) in die Synonymie der von Gran Canaria beschriebenen und damit über die ganzen Kanaren verbreiteten Unterart *Buteo buteo insularum* Floericke gestellt worden (siehe auch Bannerman 1963).

Im NMW befindet sich ferner ein am 5. 5. 1904 auf Fuerteventura ohne genauere Ortsangabe gesammeltes Gelege, das aus 2 Eiern besteht, der auf den Kanaren vorwiegenden Gelegegröße (Bannerman 1963).

Turmfalke, *Falco tinnunculus dacotiae*

1993 weit verbreitet im Kulturland, aber auch in felsigen Barrancos und im Hügelland angetroffen, größte an einem Tag festgestellte Zahl 6 (4. 3. 1993). Gerne auf Telegraphendrähten aufsitzend, auch öfters in Palmen (siehe schon Bannerman 1963). Mehrmals Kleinvogel kröpfend, öfters auch Haustauben jagend, aber kein Ergreifen gesehen, sogar gegenüber Kolkraben aggressiv. Auch 1994 weit verbreitet und daher offenbar wieder häufiger als 1984, als Turmfalken von der ICBP-Expedition nur unregelmäßig beobachtet worden sind (Osborne 1986).

Brutplätze wohl überwiegend in den Felswänden der Barrancos, aber bei Antigua auch wahrscheinlich Nistplatz in verfallener Windmühle aufsuchend. Im Februar und frühen März 1993 noch keine Jungvögel beobachtet, aber am 10. 3. 1994 im Barranco de Ajuy bei Einmündung eines kleinen Seitentals 1 flügger Jungvogel auf einem Felsvorsprung bettelnd und vom ♂ gefüttert, auch im Barranco Esquinzo am 16. 3. 1994 ein Paar mit einem bereits flüggen Jungvogel. Nach Bannerman (1963) von März bis April brütend, Gelege aus 4–6 Eiern bestehend. Von Polatzek gesammelte Gelege im NMW stammen von Daten zwischen dem 14. 3. und 10. 5. 1904; das größte Gelege (vom 13. 4. 1904) enthielt 5 Eier. Auch Gelege im ZFMK aus Oliva vom 6. und 11. 3. 1912 von R. v. Thanner bestehen aus 4 bzw. 5 Eiern (Koenig 1931/32). *F. t. dacotiae* ist von Hartert übrigens nach einem von Polatzek am 13. 2. 1902 auf Lanzarote gesammelten ♂ beschrieben worden, das sich heute im AMNH befindet (Greenway 1973).

Wüstenfalke, *Falco pelegrinoides*

Am 10. 3. 1993 1 Ex. nördlich vom Barranco de la Torre landeinwärts fliegend, am 15. 3. 1994 ein Exemplar östlich von Triquivirjate den Hang des Montana della Rosa absuchend und dann abstreichend. Von Thanners kurze Mitteilung (1905), daß er ihn im Frühjahr 1904 auf Fuerteventura „öfters“ gesehen habe, wird von Bannerman (1963) zweifellos zu optimistisch zitiert („Von Thanner saw them very often in Fuerteventura“). Polatzek hat auf Fuerteventura 3 Exemplare gesammelt, die er an das Rothschildmuseum in Tring geschickt hat und die sich daher heute im American Museum of Natural History in New York befinden (siehe auch Hernández, Delgado, Carillo, Nogales & Quilis 1991, die die spärlichen Beobachtungen der neueren Zeit zusammengefaßt haben).

Felsenhuhn, *Alectoris barbara koenigi*

1993 noch keine Jungvögel, aber gelegentliche Beobachtung von Paaren und einzelnen Männchen. Am 9. 3. 1994 1 ♂ 12 km nach Caleta de Fuste zum Berghang fliegend und futter-suchend; am 12. 3. 1994 streicht ein ♂ am Barranco de la Torre neben der Straße ab. Am 14. 3. 1994 am Eingang zum Barranco de los Canarios ein Paar mit 7 ca. 1 Woche alten pull. vom Straßenrand flüchtend, ♂ und ♀ sich weiter entfernend, die pull. drücken sich ins Gebüsch, nach kurzer Zeit kehrt das ♀ zurück, ruft die aus der Deckung hervorkommenden Jungen zusammen und wandert weiter in dichte Vegetation der Talsohle. Am 18. 3. 1994 ein ♂ nördlich von Pajara beim Degollada de los Granadillos, am 21. 3. 1994 ein Paar in trockenem Seitental oberhalb Vega do Rio Palmas, am 24. 3. 1994 ein ♂ im Barranco de Pecenescal warnend. 1979 nach Shirt (1983) Kücken vor allem um Mitte April beobachtet; auch nach Bannerman (1963) Gelege erst im März und beobachtete Jungvögel daher auffallend zeitig.

Grünfüßiges Teichhuhn, *Gallinula chloropus*

Am 8. 3. 1993 8 Exemplare auf dem Stausee Las Penitas meist zwischen im Wasser stehenden Tamarisken schwimmend, am 18. 3. 1994 dort nur 2–3 Ex. zu sehen, am 21. 3. 1994 aber mindestens 6 Exemplare gezählt. Am 9. 3. 1994 am Embalse de los Molinos zunächst 1 Ex. auf Stausee schwimmend, später 3 + 1 Ex. zwischen überfluteten Tamarisken schwimmend. Brut auf Fuerteventura schon von Thanner vom Barranco de la Torre mitgeteilt; Brut außerdem schon von Hooker (1958) am damals gerade neu errichteten Damm von La Pena (= Embalse de Las Penitas) vermutet, den auch Shirt (1983) als Brutplatz angibt.

Bleßhuhn, *Fulica atra*

Am 13. 10. 1992 am Stausee Las Penitas 60–70 Ex. anwesend, am 8. 3. 1993 auf der einzusehenden, freien Wasseroberfläche mindestens 68 Exemplare gezählt sowie zwischen überfluteten Tamarisken 1 Paar mit 3 noch rotköpfigen Jungvögeln; außerdem am 5. 3. 1993 1 einzelnes Ex. in kleinem Gerinne an der Einmündung des Barranco de los Molinos ins Meer. Am 18. 3. 1994 am Stausee Las Penitas nur ca. 20 Exemplare gesehen, am 21. 3. 1994 dort 99 Ex. gezählt, aber keine Jungvögel darunter. Hingegen am 9. 3. 1994 am Stausee Embalse de los Molinos 205–210 adulte Ex. schwimmend, ziemlich scheu.

Kragentrappe, *Chlamydotis undulata fuerteventurae*

Die Kragentrappe, die Gegenstand eigener Bestandsaufnahmen (Lack 1983, Osborne 1986, Hinz & Heiss 1989) und darauf fußender Schutzprojekte ist (Dominguez 1989, Criado 1993), wurde im Rahmen unseres Aufenthaltes nicht besonders gesucht, um den Empfehlungen Goriups (1983) folgend, die Bestände nicht unnötig zu beunruhigen. So stießen wir nur am 14. 3. 1994 in felsigem Hügelland am Isthmus von Pared außerhalb des Schutzgebietes zufällig auf ein adultes Exemplar, das schon in großer Entfernung aufflog.

Kragentrappen von Fuerteventura waren ebenso wie ihre Gelege um die Jahrhundertwende begehrte Objekte naturhistorischer Sammlungen. So hat auch das NMW 1907 von Johann Polatzek 4 Gelege vom 15. 3.–1. 4. 1904 mit der Angabe „Fuerteventura“ erworben (1 einzelnes Ei und 3 2er Gelege, Inv. Nr. 2572–2575). Außerdem befindet sich im NMW ein aus 3 Eiern bestehendes und mit 30. 6. 1890 datiertes Gelege aus der Kollektion Othmar Reisers, das von der Naturalienhandlung Schlüter, Halle a. d. Saale, stammt, von der nach Bannerman (1963) knapp vor der Jahrhundertwende eine größere Zahl von Eiern in den Handel gebracht worden sein soll. Im ZMFK 5 von R. von Thanner zwischen dem 5. 2. und 9. 3. (1910) auf Fuerteventura gesammelte Gelege (Koenig 1931/32).

Austernfischer, *Haematopus ostralegus*

Am 16. 3. 1994 am Steilabfall in Gezeitenzone nördlich vom Punta del Paso Chico 1 Ex. auf zeitweise von heftiger Brandung überspülten Felsen, auffallend scheu und bald außer Sichtweite abfliegend. Von Bannerman (1963) als unregelmäßiger Besucher bezeichnet, von der Cambridge Zoological Expedition nur an der Nordostküste von Fuerteventura am 14. 9. 1957 ein einzelnes Exemplar beobachtet (Hooker 1958), aber weder von Shirt (1983) noch von Osborne (1986) festgestellt. Am 19. 9. 1990 beobachteten wir auch an der Punta del Hidalgo auf Teneriffa einen einzelnen Austernfischer.

Den von Bannerman (1913) von Fuerteventura beschriebenen Schwarzen Austernfischer (*Haematopus moquini meade-waldoi*), den neuerdings auch die ICBP-Expeditionen 1979 und 1984 (Shirt 1983, Osborne 1986) vergebens gesucht haben, konnten auch wir trotz intensiver Beobachtung der meisten Küstengebiete nicht finden. Es sei daher auch auf die von Etchecopar & Hue (1960) geäußerte Meinung hingewiesen, daß die von den Kanaren bekannt gewordenen Schwarzen Austernfischer der weiter im Süden an der Westküste Afrikas brütenden Nominatform (*H. m. moquini*) angehören und im nördlichen Atlantik nur als Irrgäste aufgetreten sind.

Steinwlzer, *Arenaria interpres*

Am 21. 2. 1993 6 Ex. an der Felskste sdlich von Caleta de Fuste, an den folgenden Tagen immer in wechselnder Zahl anwesend und meist zwischen Steinen oder am Sandstrand vor allem nach Rckgang des Wassers paarweise oder in kleinen Gruppen nach Nahrung suchend, durchwegs noch im Winterkleid, am 9. 3. 1993 6 Ex. tagsber wenig scheu im Hafen von Gran Tarajal auf Kaimauer rastend. Im Mrz 1994 regelmig an der Felskste von Caleta del Fuste, an der Playa del Sotavento und an der Nord- und Nordostkste; bereits am 5. 3. 1994 eine aus 10 Ex. bestehende Gruppe berwiegend im Brutkleid, auch spter umfrbend oder bereits im Brutkleid beobachtet, aber bis zur Abreise (am 26. 3. 1994) stets anwesend, grte Konzentrationen am 6. 3. 1994 bei Las Salinas (24 Ex.) und am 15. 3. 1994 bei Caleta de Fuste (zusammen 36 Ex.). Nach Bannerman (1963) Wintergast und regelmiger Durchzgler, aber Anzahl der auf den Kanaren im Winter auftretenden Steinwlzer von Piersma (1986) nur mit 780 angegeben.

Sandregenpfeifer, *Charadrius hiaticula*

An der Felskste bei Caleta de Fuste und an anderen Stellen der Ost- und Nordkste (bis zum Faro de Toston) regelmig anwesend, zwischen den Steinen rastend und vor allem bei Ebbe die flachen Wasserbecken absuchend; am 22. 2. 1993 in Caleta de Fuste 40 Exemplare, spter in etwas abnehmender Zahl weiter vorhanden. 1994 in der zweiten Mrzhlfte in geringerer Zahl, aber einige noch am 25. 3. 1994 beobachtet. Von Shirt (1983) und Osborne (1986) im April auf Fuerteventura nur mehr in geringer Zahl festgestellt, aber nach Bannerman (1963) gelegentlich bis in den Mai hinein anwesend.

Fluregenpfeifer, *Charadrius dubius curonicus*

An der Ostkste im Februar 1993 und im Mrz 1994 immer in wechselnder Zahl vorhanden und mit Sand- bzw. Seeregenviern vergesellschaftet, 1993 im Inland nur am 8. und 10. 3. an Wasserreservoir nrdlich Triquivijate 2 Paare, stndig rufend und unruhig hin- und herfliegend und Territorialverhalten zeigend. Im Mrz 1994 bei hufigerem Vorhandensein von Restgerinnen und Wasserrckstnden in den Barrancos an diesen mehrfach einzelne Exemplare oder Paare; auch am erwhnten Wasserreservoir bei Triquivijate am 15. 3. wieder 1 Paar festgestellt und erneut Brutintention vermuten lassend. Auch 1979 und 1984 von Shirt (1983) und Osborne (1986) Brten vermutet, aber keine Nachweise mitgeteilt. Von Bannerman (1963) noch nicht unter den Brutvgeln aufgezhlt, aber in Bacallados Liste (1976) ebenso wie von Emmerson et al. (1994) angefhrt.

Seeregenvfeifer, *Charadrius alexandrinus*

Am 21. 2. 1993 in Caleta de Fuste ca. 20 Exemplare, in der Folge dort immer und weiter sdlich an der Bucht Las Salinas in wechselnder Zahl anwesend; beim Faro de Toston am 6. 3. 1993 nur 1 Ex., am 7. 3. 1993 3 Ex. an kleiner Bucht sdlich El Matoral. Immer am Strand, nur ausnahmsweise im Landesinneren (an Swasserreservoir bei Triquivijate am 10. 3. 1993 2 Ex.). Im Mrz 1994 oft paarweise sprlich bewachsene, sandige Bereiche landeinwrts aufsuchend, aber kein eindeutiges Brutverhalten.

Polatzek (1909) hat ihn auf Fuerteventura im Inneren der Insel gefunden, soweit das Wasser in die Schluchten reichte, und erhielt Gelege, die in der Nhe von Casillas del Angel gesammelt wurden; ins NMW sind davon keine gelangt. Nach Bannerman (1963) erfolgen die Bruten von der 2. Mrzwoche bis in den Juni hinein. Die ICBP Expedition hat nach Shirt (1983) einen Jungvogel am 6. 4. 1979 bei Morro Jable gesehen und Mache (1991) hat ebenfalls Anfang April 3 noch kleine Junge bei Tesejerague beobachtet; bei Osborne (1986) dagegen kein Hinweis auf Brten. Zunehmende Strung durch Touristen an mglichen Brutpltzen nahe der Kste zu befrchten, aber in den Barrancos wohl noch sicher.

Kiebitzregenpfeifer, *Pluvialis squatarola*

An der Felskste sdlich von Caleta de Fuste 1993 stndig anwesend, grte Zahl am 22. 2. 1993 mit ca. 30 Ex., auch an anderen Stellen der Nord- und Ostkste. Im Mrz 1994 Zahlen

etwas geringer, aber am 17. 3. an einem ca. 1 km langen Küstenabschnitt bei Caleta de Fuste noch 18 Ex. gezählt, in kleinerer Zahl an der Playa de Sotavento, beim Faro de Toston und an der Nordostküste (Playita del Poris und Playa del Moro). Überwiegend noch im Winterkleid, aber am 9. 3. 1994 in Caleta de Fuste bereits ein stark umfärbendes Exemplar mit weitgehend schwarzer Unterseite und weniger stark umgefärbte Stücke. Nach Bannerman (1963) Wintergast und Durchzügler, aber vereinzelt auch über den Sommer verweilend; nach Shirt (1983) und Osborne (1986) wurden noch im April 1979 bzw. 1984 größere Ansammlungen auf Fuerteventura beobachtet.

Pfuhlschnepfe, *Limosa lapponica*

Am 9. 3. 1994 am Embalse de los Molinos 1 Ex. fliegend. Am 13. 3. 1994 an der Playa Alzada 2 Ex. und 3 weitere Ex. an der Playa del Moro, davon 1 schon fast umgefärbt. Am 18. 3. 1994 an der Playa de Sotavento 1 Ex. im Winterkleid; dort am 24. 3. 1994 2 Ex., ebenfalls im Winterkleid, vormittags in kleinem Restgewässer wenig scheu, um 17.45 h 1 weitere Pfuhlschnepfe am Strand. Unregelmäßiger Durchzügler (Bannerman 1963), aber von Shirt (1983) noch 3 am 5. und 6. 4. 1979 in Matas Blancas beobachtet. Auf Lanzarote am 5. 10. 1992 2 Ex. bei La Isleta; auf dieser Insel von Shirt (1983) 4 Ex. am 16. 4. 1979 in El Charco und nach Osborne (1986) am 30. 3. und 17. 4. 1984 3 bzw. 5 im Hafen von Arrecife gesehen.

Regenbrachvogel, *Numenius phaeopus*

An der Felsküste bei Caleta de Fuste zwischen 21. 2. und 1. 3. 1993 täglich 1–4 Ex., auch an der Felsküste bei El Matoral, südlich von Corralejo und beim Faro de Toston. Am 9. 3. 1993 abends an der Playa de Sotavento 30 Ex., davon 11 landeinwärts abfliegend.

1994 ständig 1–4 Exemplare an der Felsküste bei Caleta de Fuste, am 5. 3. abends sogar den Sandstrand in der Badebucht aufsuchend; einzelne Exemplare auch stets an der Küste bis Las Salinas sowie an der Nordost- und an der Nordküste vom Faro de Toston ostwärts. Nicht selten auch landeinwärts beobachtet, so am 6. 3. 1994 im Barranco de la Torre 7 Ex. ca. 1.5 km von der Küste entfernt landeinwärts fliegend und am 15. 3. 1994 bei Caleta de Fuste 4 Ex. in trockener Strandvegetation rastend. An der Costa Calma am 14. 3. 94 ca. 20 Ex. von der Küste her über Straße landeinwärts nach W ziehend. 1994 größte Ansammlung (2 Gruppen von 19 bzw. 13 Exemplaren) am 24. 3. an Gezeitengerinne an der Playa de Sotavento E Risco el Paso. Auf Fuerteventura als Wintergast und regelmäßiger Durchzügler bekannt (Bannerman 1963); nach Shirt (1983) am 4. 4. 1979 mindestens 37 Exemplare in der Ebene von Corralejo gezählt, während laut Osborne (1986) die größte Ansammlung auf Fuerteventura (12 Ex.) am 15. 4. 1984 beobachtet worden ist.

Rotschenkel, *Tringa totanus*

Nur einzelne Exemplare, 1993 in Caleta de Fuste erstmals am 25. 2. 1993 1 Ex. beobachtet, auch am 12. 3. noch 1 Ex. In Salzbecken bei Las Salinas 1 Ex. vom 27. 2.–10. 3. 1993 mehrmals beobachtet, in Caleta de Fuste, an der Playita del Poris, in Puerto Lajas und in Las Salinas auch 1994, dort am 12. 3. größte Zahl (4 Ex.), am 21. 3. noch 2 Ex. anwesend. Nach Bannerman (1963) nur seltener Durchzügler im April und Mai, laut Osborne (1986) im April 1984 in Gruppen von maximal 6 Exemplaren festgestellt.

Dunkler Wasserläufer, *Tringa erythropus*

Am 27. 2. 1993 1 Ex. im Winterkleid in Las Salinas. Auf Lanzarote am 3. 10. an den Salinas del Janubio 1 Ex. im Winterkleid, dort auch noch am 12. 10. anwesend.

Grünschenkel, *Tringa nebularia*

Nur vereinzelte Beobachtungen: Am 25. 2. 1993 bei Caleta de Fuste 1 Ex., am 17. 3. und 25. 4. 1994 ebendort je ein einzelner Grünschenkel. Nach Bannerman (1963) häufigerer Durchzügler als *T. totanus*, aber nach Shirt (1983) im April 1979 auf Fuerteventura ebenfalls nur zweimal in geringer Zahl (je 2 Ex.) beobachtet.

Flußuferläufer, *Actitis hypoleucos*

Durchwegs einzelne Exemplare an der Felsküste wenig auffällig zwischen Steinen in Caleta de Fuste, in Puerto de Lajas, in Morro del Jable (dort zwischen Steinen am Rande des Bade-strandes), gelegentlich auch an Süßwasser weiter landeinwärts (am 9. 3. 1993 1 Ex. 6 km W Gran Tarajal, am 10. 3. 1993 2 Ex. an Wasserreservoir bei Triquivijate, am 6. 3. 1994 an kleinem Gerinnerückstand im Barranco de la Torre). 1994 insgesamt 23 Ex. an 14 Lokalitäten. Nach Bannerman (1963) Wintergast und Durchzügler bis Anfang Mai; nach Shirt (1983) im April 1979 9 Ex. an 6 Stellen, im April 1984 auf Fuerteventura hingegen täglich beobachtet (Osborne 1986).

Sanderling, *Calidris alba*

1993 nicht beobachtet, 1994 vor allem an flachen Sandstränden, dort zuerst am 11. 3. östlich vom Faro de Toston an der Caleta del Marrajo zusammen 34 Ex., weiters an der Nordostküste und an der Playa de Sotavento de Jandia (dort am 18. 3. ein Flug mit 55 Ex., durchwegs noch im Winterkleid). Nach Bannerman (1963) nur in manchen Jahren ab Ende Februar häufiger Frühjahrsdurchzügler, 1979 nach Shirt (1983) nur in geringer Zahl und 1984 auf Fuerteventura überhaupt nicht festgestellt (Osborne 1986).

Alpenstrandläufer, *Calidris alpina*

Nur in kleinen Gruppen an der Küste bei Caleta de Fuste, im Februar 1993 noch im Ruhekleid, im März 1994 bereits vereinzelt umfärbend (1 von 4 Ex. in Caleta de Fuste am 15. 3.), auch beim Faro de Toston, in Las Salinas und an der Playa de Sotavento. Von Bannerman (1963) selbst nur in kleiner Zahl von Februar bis Juni festgestellt; damit übereinstimmend nach Shirt (1983) nur ein Flug von ca. 17 Ex. am 5. und 6. 4. 1979 bei Matas Blancas, 1984 nach Osborne (1986) auf Fuerteventura überhaupt nicht angetroffen.

Zwergstrandläufer, *Calidris minuta*

An sandiger Bucht an der Felsküste bei Caleta de Fuste vom 21. 2.—3. 3. 1993 1—5 Ex. anwesend, 1994 erst am 17. 3. ein einzelnes Ex. Auch nach Bannerman (1963) nur in kleiner Zahl durchziehend, von Shirt (1983) auf Fuerteventura überhaupt nicht und von Osborne (1986) nur einmal 2 Ex. beobachtet.

Stelzenläufer, *Himantopus himantopus*

Auf Fuerteventura nicht gesehen, aber 3 Ex. am 3. 10. 1992 in den mittlerweile aufgelassenen Salinas del Janubio, dort 3 Ex. auch noch am 12. 10. anwesend. Gelegentlicher Besucher (Bannerman 1963), auf Lanzarote schon von Volsoe am 13. 4. 1947 an den Salinen von Janubio festgestellt; auf Fuerteventura in „Casa de Las Salinas del Muellito“ (Las Salinas S Caleta de Fuste) im April 1984 6 Ex., ein weiteres auf Lanzarote (Osborne 1986).

Triel, *Burhinus oedicnemus insularum*

Am 6. 3. 1993 1 Ex. 2 km N Caleta de Fuste abends über Autostraße fliegend, 1 weiteres Ex. morgens bei Wasserreservoir östlich von Triquivijate; auch 1994 gelegentlich tagaktiv: ein Ex. am 13. 3. um 10.00 h. 1 Ex. an der Playa del Moro aus den Dünen auffliegend, dann auf der Straße landend und schließlich unter einem großen Busch Deckung suchend. Ein weiterer Triel am 16. 3. 1994 um 13.00 h bei heller Sonne in Vallebron aus Kulturland kommend über die Straße fliegend, knapp daneben landend und Sämereien aufnehmend, bevor er auf die gegenüberliegende Talseite abstreicht. Am Isthmus von Pared dagegen am 14. 3. 1994 2 Triele in typischer, mit einzelnen Steinen bedeckter Hügellandschaft, desgleichen 2 Ex. am 23. 3. 1994 in der trockenen Steinebene nördlich vom Barranco Esquinzo. Nach Verhalten möglicherweise schon Brutaktivitäten, da Polatzek Gelege zwischen dem 18. Februar und dem 25. April und Dunenjunge am 5. März 1904 gefunden hat (Beleg im NMW, Balg 30.496, siehe auch Polatzek 1909: 17). Ein schon größerer Jungvogel mit Federn an Kopf, Rücken und Flügeln ist von Polatzek am 7. 4. 1902 auf Lanzarote gesammelt worden (NMW 30.495), von wo er auch ein adultes ♂ vom 25. 5. 1902 (NMW 30.549) mitgebracht hat. 6 aus je 2 Eiern bestehende Gelege und 2 einzelne Eier aus der Kollektion Polatzek im NMW stammen von Daten zwischen dem

28. 2. und 24. 4. 1904. Die beiden Syntypen von *B. oedicnemus insularum* aus der Kollektion Polatzeks (Sassi 1908) sind am 23. 12. 1904 (NMW 30.494) und am 5. 1. 1905 (NMW 30.493, ♀) auf Fuerteventura gesammelt worden.

Rennvogel, *Cursorius cursor bannermani*

Am 28. 2. 1993 5 Exemplare östlich von Guisgüey auf trockenem Geröllfeld vor der Hauptstraße sowie am 5. 3. 1993 2 Paare bei Los Molinos auffliegend, sich im Fluge trennend und nach Landung separat abwandernd. Am 15. 3. 1994 1 Ex. unmittelbar neben der Straße von Caleta de Fuste nach Las Salinas und am 23. 3. in der steinigen Küstenebene im W ca. 1 km nördlich vom Barranco Esquinzo 1 Paar mit einem ca. 2 Wochen alten Jungvogel im Dunenkleid, der den Eltern eilig folgt. Auf Fuerteventura hat Meade-Waldo (1889) damit übereinstimmend am 8. 3. einen gerade geschlüpften Jungvogel angetroffen. Shirt (1983) hat auf Fuerteventura anfangs April 1979 noch 9 Familien mit 1–2 Jungvögeln beobachtet, während Osborne (1986), mit unseren spärlicheren Beobachtungen übereinstimmend, für 1984 von einer offensichtlichen Abnahme seit 1979 spricht. Ursache mag zunehmende Störung, vor allem durch geländegängige Fahrzeuge, im ansonsten eher unveränderten steinigen Biotop sein.

Im NMW befindet sich außer einem am 10. 3. 1902 von Polatzek auf Lanzarote gesammelten ♀ ein Paar, das R. v. Thanner im März 1912 in Oliva erhalten hat und das mit der 2. Kollektion Tschusis 1914 an die Vogelsammlung gekommen ist. Hier weiters 3 Gelege von Fuerteventura und zwar ein mit 2. 7. 1890 datiertes Gelege, das von Schlüter erworben worden ist, sowie 2 Gelege vom 16. 3. 1891 aus der Sammlung Dr. E. Rey (Inv. Nr. 3123–3125). Im ZMFK befindet sich nur ein Gelege von Fuerteventura vom 20. 3. 1889 (Koenig 1931/32).

Weißkopfmöwe, *Larus cachinnans atlantis*

An der Küste weit verbreitet, zahlreicher an der Ostküste, dort 1993 in Gruppen bis 35 Ex. (Las Salinas, 27. 2. 1993), in Gran Tarajal am 9. 3. 1993 ca. 130 Ex. In größeren Zahlen außerdem an Müllplätzen (am 9. 3. 1993 W La Lajita bei Pica Chileque mindestens 220 Exemplare, dort am 18. 3. 1994 nur 10 Stück angetroffen, dafür am 23. 3. 1994 an der Nordküste bei Punta Lola W Corralejo bei einem Gehöft, wo Ziegen mit Abfalltomaten und Orangen gefüttert wurden, eine Ansammlung von rund 200 Weißkopfmöwen in allen Altersstadien). Am 22. 3. 1994 an der Cota de Barlavento an der Nordseite der Halbinsel Jandia von 15.00 bis 15.30 h ca. 260 Exemplare in mehreren Flügen die Küste entlang nach Norden ziehend. Nach davon deutlich unterschiedenem paarweisem Vorkommen vor allem an den Steilabfällen der Westküste dort wahrscheinlich brütend. Auch Shirt (1983) betont Auftreten entlang der Küste in geringer Zahl, teilt aber größere Ansammlungen vom Embalse des Los Molinos und von Matas Blancas mit. Bannerman (1963) berichtet von am 12. und 13. 4. auf Fuerteventura gefundenen Gelegen. Die endemische Unterart der Kanarischen Inseln ist *Larus argentatus atlantis* Dwight, von Vaurie (1965) bereits der „*cachinnans* or southern group“ zugeordnet und neuerdings als Unterart von *L. cachinnans* angesehen (Glutz v. Blotzheim & Bauer 1982). Von Polatzek hat das NMW von Fuerteventura nur ein ad. ♂ vom 18. 7. 1904 mit „orangegelben Füßen“ (NMW 30.505) sowie 2 nicht genauer datierte Eier (Inv. Nr. 30.270) erhalten, „die denen unserer Silbermöwe glichen“ (Polatzek 1909). Als Wintergäste oder Durchzügler treten auf den Kanaren möglicherweise auch Vertreter von *L. argentatus* im heutigen Sinne auf (Bannerman 1963: 331).

Heringsmöwe, *Larus fuscus*

1993 nur am 7. 3. an der Küste bei El Matoral 1 einzelnes Ex. und am 10. 3. 2 Ex. zusammen mit 7 Weißkopfmöwen an Wasserreservoir bei Triquivijate auftauchend; 1994 häufiger, bereits am 5. 3. bei Caleta de Fuste 3 Exemplare und dort immer wieder einzelne Ex., am 25. 3. 1993 dort nachmittags mehr als 150 Ex. über Bucht ziehend. An der Playa de Sotavento de Jandia am 8. 3. 1994 mindestens 100 Ex. am Sandstrand rastend, dort am 18. 3. aber nur 36 Ex. und am 24. 3. 1994 29 Ex. gezählt. Nach Bannerman (1963) auf den kanarischen Inseln sowohl Vertreter der Nominatform als auch von *L. fuscus graellsii*, letztere aber häufiger; beobachtete Vögel wohl nach auffallend dunklen Flügeln größtenteils letzterer zuzuordnen.

Mantelmöwe, *Larus marinus*

Am 8. 3. 1994 an der Playa de Sotavento 1 adultes und 1 immatures Ex. in Gesellschaft von Heringsmöwen, aber stets am Rande der Gruppe rastend. Früher möglicherweise Brutvogel, in neuerer Zeit aber nur als Irrgast bezeichnet (Bannerman 1963) und weder bei Shirt (1983) noch bei Osborne (1986) erwähnt.

Dünnschnabelmöwe, *Larus genei*

Am 8. 3. 1994 3 Ex. verschiedener immaturer Altersstadien an der Playa de Sotavento, davon 2 im Anschluß an eine große Gruppe Heringsmöwen auf Sandstrand rastend; dort am 18. 3. nicht mehr angetroffen, aber 2 Ex. am 17. 3. 1994 an der Küste in Caleta de Fuste, davon ein Ex. ausgefärbt und mit rotem Schnabel. Von Bannerman (1963) nur als Irrgast auf den Kanaren bezeichnet, aber Erard (1958) hat vom Wiederfund einer am Dnjepr beringten Dünnschnabelmöwe am 11. 9. 1939 in Santa Cruz (Tenerife) berichtet. Auch von Shirt (1983) 1 Ex. am 6. 4. 1979 vor der Küste bei Matas Blancas beobachtet. Im Februar 1991 ein Paar am früheren Brutplatz auf Fuerteventura, aber später dort nur ein einzelnes Ex. anwesend (European News 1992, Brit. Birds 85: 452).

Lachmöwe, *Larus ridibundus*

1 einzelne Lachmöwe im Winterkleid am 24. 3. 1994 an der Playa de Sotavento im Anschluß an eine große Gruppe Brandseeschwalben am Sandstrand nahe dem Meer rastend. Von Bannerman (1963) nur als gelegentlicher Besucher bezeichnet; neuerdings von Osborne (1986) nur vom 29. 3 bzw. 18. 4. 1984 einzelne Exemplare in Arrecife (Lanzarote) beobachtet, wo auch wir im Hafen am 11. 10. 1992 2 Ex. im Winterkleid gesehen haben.

Rußseeschwalbe, *Sterna fuscata*

Am 1. 3. 1993 an der Lavaküste bei Caleta de Fuste 1 Ex. zuerst allein gesehen, sich dann einer großen Gruppe von Brandseeschwalben anschließend und mitten zwischen diesen sitzend sowie mehrmals auffliegend, kehrt aber schließlich mit einem Pulk von 59 Ex. zurück und länger bleibend. An den folgenden Tagen nicht mehr bei den weiterhin anwesenden Brandseeschwalben. Auf den Kanarischen Inseln zuerst im Februar 1989 1 Ex. in El Medano (Teneriffa) gesehen (Lorenzo & Gonzalez 1993), auf Fuerteventura 2 Ex. zuerst im März 1992 festgestellt (Anon. 1993). Auf den Kanaren ist wohl nur die Nominatform *Sterna f. fuscata* Linné zu erwarten (Harrison 1983).

Brandseeschwalbe, *Sterna sandvicensis*

1993 regelmäßig in größerer Zahl an der Felsküste südlich von Caleta de Fuste angetroffen, bereits am 21. 2. ca. 70 Exemplare gezählt, am 26. 2. dort mindestens 162 Ex., am 3. 3. noch 144 Ex., am 12. 3. nur 50 Ex. Am 6. 3. 1994 an derselben Stelle 36 Ex., später Zahlen wieder zunehmend und am 25. 3. dort 97 Ex. gezählt. An der Playa de Sotavento am 9. 3. 1993 mindestens 200 Ex. auf einer Sandbank rastend, dort am 24. 3. 1994 160 Brandseeschwalben gezählt, von denen ein großer Teil im flachen Wasser badete; dort außerdem über dem Meer immer wieder kleinere Gruppen und Flüge meist laut rufend nordwärts ziehend. Im Februar meist noch im Winterkleid, im März überwiegend bereits im Brutkleid und z. B. am 17. 3. 1994 bei Caleta de Fuste von 41 Ex. nur mehr 3 im Ruhekleid. Von Bannerman (1963) als Durchzügler besonders im Februar bezeichnet (siehe auch Bannerman 1919), im April 1979 nach Shirt (1983) dagegen nur mehr einzelne Ex. in Gran Tarajal und Corralejo beobachtet, aber auf Lobos nach Osborne (1986) am 5. 4. 1984 noch 36 Ex. festgestellt.

Sandflughuhn, *Pterocles orientalis aragonica*

Am 10. 3. 1993 ein Paar das Wassereservoir bei Triquivijate anfliegend, aber vor dem Niedergehen wieder kehrtmachend. Am 8. 3. 1994 in Barranco westlich der Playa de Sotavento 3 Ex. fliegend, am 9. 3. 1994 3 Ex. zum Trinken an den Embalse des los Molinos kommend, weiter nördlich am Barranco Esquinzo am 23. 3. 1994 1 Paar am Boden überrascht und weitere im

Fluge beobachtet; weiters am 14. 3. 1994 am Isthmus de la Pared zweimal paarweise und Gruppen von 5 bzw. 3 Exemplaren vormittags landeinwärts fliegend, in trockenem Hügelland nahe Barranco an kleiner, nach Regen entstandener Wasserstelle landend und später abziehend. Dort auch von Shirt (1983) am häufigsten gesehen. 1994 auch beim Barranco de la Torre und am Montana Blanca de Abaya westlich von Caleta de Fuste im Fluge beobachtet und daher offenbar weiter verbreitet als lange Zeit hindurch angenommen. Polatzek (1909) schreibt noch, daß man es hauptsächlich im mittleren Teil Fuerteventuras, aber auch in Jandia findet und hebt eine Quelle der Westseite des Barrancos de los Molinos hervor, die die Flughühner zum Trinken aufsuchen; in der Nähe wurden sie auch von uns gesehen. Von Bannerman werden die Sandflughühner der Kanarischen Inseln der aus Spanien beschriebenen Unterart *P. o. aragonica* (Latham) zugeordnet, die von Vaurie (1965) und anderen jedoch in die Nominatform einbezogen wird.

Felsentaube, *Columba livia canariensis*

Wildlebende Felsentauben schwer von halbdomestizierten zu unterscheiden, letztere vor allem in den Städten; vermutliche Nistplätze in Felshöhlen, solche besonders an der Westküste in der Regel von wildfarbenen Exemplaren angefliegen, durchwegs sehr scheu, auch an der Degollada de los Granadillos W Pajara an Felswand in Nische von Stützmauer brütend. Größte Ansammlung semidomestizierter Tauben in Puerto del Rosario (98 Ex. am 5. 3. 1993).

1994 wildfarbene und wohl der Wildform zuzurechnende Tauben vor allem bei Steilabfällen an der Küste und in Barrancos (Barranco de la Torre, Puerto los Molinos, Barranco Esquinzo, größte Ansammlung von 33 Ex. in Barranco N Triquivijate, dort sehr unruhig und scheu), aber weißgescheckte oder andersfärbige Tauben immer wieder in vermutlichen Wildpopulationen der auf den Kanaren ansässigen Form *Columba livia canariensis*. Im NMW befinden sich 2 von Polatzek 1904 auf Fuerteventura gesammelte ♂♂, die die dunklere Färbung und geringere Größe der auf den Kanaren lebenden Population der Felsentaube gut wiedergeben.

Turteltaube, *Streptopelia turtur*

1993 erste Beobachtung einer offenbar ziehenden Turteltaube am 1. 3. bei Caleta de Fuste; später überwiegend Exemplare der auf Fuerteventura brütenden Population beobachtet, so am 5. 3. 1993 vor Abzweigung Los Molinos auf Telegraphendraht gurrend, am 8. 3. Balzflug bei Toto, in Vega do Rio Palmas, am Stausee Las Penitas und am 10. 3. bei Triquivijate. Im März 1994 viel zahlreicher und an vielen weiteren Plätzen, besonders in Barrancos mit dichter Vegetation und in Kulturland, häufig rufend oder Balzflug; im Barranco de la Torre ein altes Nest in einer Tamariske. Von Fuerteventura im Winter abziehend (Bannerman 1963), aber von Osborne (1986) am 31. 3. 1984 und von Shirt (1983) im April zahlreich, meist balzend, angetroffen.

Häherkuckuck, *Clamator glandarius*

Am 4. 3. 1993 an trockenem Abhang neben kleiner Kultivation im Barranco de Pajara 2 Ex. auf trockenen Büschen an Äste gedrückt sitzend; am 8. 3. 1993 an derselben Stelle nochmals beobachtet, suchen Büsche und den Boden ab; an dieser Stelle wurden von uns Schnecken besonders zahlreich vorgefunden. Ein Ex. wird von dort ansässigem Turmfalken attackiert; schließlich beide nordwärts zum Berghang abstreichend.

Von Bannerman (1919) wird der Häherkuckuck als seltener Besucher der Kanaren bezeichnet, danach von ihm (Bannerman 1963), wie schon von Polatzek (1909) lediglich als gelegentlicher Durchzügler für Teneriffa und Lanzarote angeführt. Schon Bolle (1854) bemerkte jedoch: „Zufällig hin und wieder auf dem Zuge eintreffend.“ Keine Beobachtungen aus neuerer Zeit publiziert, aber von Emmerson et al. (1994) für alle 4 größeren Inseln der Kanaren angeführt.

Fahlsegler, *Apus pallidus*

Ende Februar 1993 zunächst nur einzelne Ex., erst am 4. 3. ca. 40 Ex. im Barranco de Pajara jagend, später dort nicht mehr angetroffen. Im März 1994 weiter verbreitet, vor allem an mög-

lichen Brutplätzen an Steilabfällen zum Meer (Las Salinas, Parador südlich Puerto del Rosario) und an den Steilabbrüchen der Barrancos (Barranco de la Torre, am 12. 3. 1994 eine senkrechte Felsspalte anfliegend) und selbst auf der Halbinsel von Jandia am Punta del Viento und beim Leuchtturm von Porto Jandia (22. 3. 1994, 6 bzw. 2 Ex.). Auf Fuerteventura nach Polatzek (1908) auf dem Zug schon am 10. Februar gesehen; auf dieser Insel in mehreren Gegenden vorkommend und im Barranco Rio Cabras (W Puerto del Rosario) und bei Oliva gesammelt; im NMW befindet sich ein Paar vom 17. 3. 1904 sowie ein ♀ 4. 6. 1904 ohne genauere Herkunftsangaben. Nach Bannerman (1963) im April und Mai brütend.

Einfarbsegler, *Apus unicolor*

Im März 1994 an mehreren Stellen identifiziert, darunter am 16. 3. 1994 im Barranco Esquinzo ein Paar Felsspalte in Abbruch anfliegend (bekannter Brutplatz, siehe Shirt 1983), in Agua de Bueyes und in Morro Jable (12–15 Ex. am 14. 3. 1994). Bereits Polatzek (1908) hat ihn auf Fuerteventura im Gegensatz zu Teneriffa und Gran Canaria nur spärlich angetroffen; weder von ihm noch aus der Sammlung von Thanners befinden sich im NMW Belegexemplare aus Fuerteventura. Auf den Kanaren schon im Jänner eintreffend, von April bis Juni brütend und bis Ende September verweilend (Bannerman 1963).

Mauersegler, *Apus apus*

Am 1. 3. 1993 8 Ex. um 15.00 h bei Caleta de Fuste nordwärts ziehend, dort auch am 25. 3. 1994 3 Ex. durchziehend. Durchzügler, aber unregelmäßig erscheinend (Bannerman 1919 und 1963).

Wiedehopf, *Upupa epops fuerteventurae*

Obwohl überwiegend als Vogel der Kulturlandschaft und Kulturfolger bezeichnet, weit verbreitet und häufig auch auf sehr trockenen Geröllhalden, in Barrancos und im Hügelland von der Küste bis in die Berge in allen Teilen Fuerteventuras angetroffen. Im Februar 1993 zunächst nur einzeln oder paarweise beobachtet, am 2. 3. 1993 südlich von La Lajita 2 unweit voneinander auf Telegraphenleitung sitzende Ex. duettierend. Am 27. 2. 1993 1 Ex. bei Las Salinas aus möglichem Nistplatz in verfallendem Steinturm kommend, am 1. 3. 1993 bei El Matoral und später auch an anderen Stellen einzelne Ex. mit Futter im Schnabel, auch südlich Betancouria am 8. 3. 1993 vermutlichen Nistplatz unter Steinen mit Futter anfliegend.

1994 am 17. 3. bereits ausgeflogene Jungvögel in Tamariskenbestand in Barranco im Valle de Gran Tarajal und dort ein ad. einen Jungvogel auf einer Telegraphenleitung fütternd, weitere Paare mit 2 flüggen Jungvögeln am 24. 3. im Barranco de Pecenescal bzw. mit 4 Jungen am 25. 3. in schütterten, ziemlich trockenen Tamarisken südlich von Caleta de Fuste. Als Futter einmal ein abgebrochener Schwanz einer *Lacerta atlantica* bestimmt (siehe auch Shirt 1983). Familiengruppen noch häufiger von Shirt (1983) und Osborne (1986) im April 1979 bzw. 1984 beobachtet. Das früheste Nest mit Jungen hat Polatzek (1908) schon am 25. 2. in Tiscaminita in einem Mauerloch eines Hauses gefunden, und der Wiedehopf wurde auf Fuerteventura auch von Thanner (1912) in küstennahen Lagen als „Winterbrüter“ bezeichnet. Neuerdings ist ein sehr früher Brutnachweis in Adeje auf Teneriffa sogar bereits am 13. 1. 1982 erfolgt (Ardeola 34: 288, 1987). Auf dem Zuge sollen nach Polatzek Wiedehopfe der Nominatform erst Ende März aus Afrika eintreffen.

Polatzek hat die auf Fuerteventura bleibenden Wiedehopfe 1908 deshalb als eigene Unterart beschrieben, die sich von „europäischen und afrikanischen Exemplaren durch lebhaftere Färbung und insbesondere durch den längeren Schnabel unterscheidet und Standvogel ist“. Die beiden Syntypen von *U. e. fuerteventurae* ♀ vom 15. 1. 1904, NMW 30.564, ♂ vom 8. 2. 1904, NMW 30.459 ohne genauere Fundortangaben) befinden sich im NMW. Ein weiteres von R. von Thanner gesammeltes ♂ aus Oliva vom März 1912 ist ebenso langschnäbelig wie die Typen. Auch Bannerman (1963) hat Wiedehopfe von Fuerteventura und Lanzarote von denjenigen von Teneriffa und Gran Canaria (*U. e. pulchra* Floericke) unterschieden und Bacallado (1976) hat *U. e. fuerteventurae* als endemische Unterart Fuerteventuras und Lanzarotes angeführt.

Stummellerche, *Calandrella rufescens polatzeki*

Weit verbreitet in den trockenen, steinigen Ebenen von der Küste bis ins Hügelland. Singflug bereits am 23. 2. 1993 bei Caleta de Fuste beobachtet, danach an vielen Stellen, auch im März 1994 unvermindert starker Gesang. Mit Futter im Schnabel zunächst beim Wasserreservoir in Triquivirjate am 10. 3. 93 gesehen, später mehrfach. Nach Polatzek (1909) Gelege auf Fuerteventura von der zweiten Märzwoche an; er hat Eier zwischen dem 10. 3. und 26. 4. gesammelt. Damit übereinstimmend, wurden von der ICBP-Expedition auf Fuerteventura zwischen dem 1. und 8. 4. 1979 8 Nester gefunden (Shirt 1983).

Kurzzehenlerche, *Calandrella cinerea brachydactyla*

25–30 Ex. auf trockener, steiniger Ebene westlich von Los Molinos, 5. 3. 1993. Erste Beobachtung auf den Kanarischen Inseln einer Gruppe von 15–20 Exemplaren in Santa Cruz, Teneriffa, am 9. und 21. 3. 1983 (Anon., 1986: 210, Ardeola 33), von Emmerson et al. (1994) auch für Fuerteventura angegeben.

Feldlerche, *Alauda arvensis*

Nur am 24. 3. 1994 5 Exemplare an trockenem, steinigem Hang bei Caleta de Fuste, offenen Sandboden aufsuchend und dort Sämereien aufnehmend; von Fuerteventura als Durchzügler im Frühjahr und Herbst bekannt (Bannerman 1919); von Thanner (1910) hat auf Fuerteventura schon am 26. Februar 1910 einige Exemplare beobachtet.

Rauchschwalbe, *Hirundo rustica*

Zwischen 21. und 28. 2. 1993 7 Ex. einzeln oder paarweise in Caleta de Fuste ziehend, am 27. 2. in Pozo Negro 1 Ex. und zuletzt eines am 4. 3. in Ajuy; 1994 nur einzelne Ex. (1 am 11. 3. 1994 in Caleta de Fuste, eine noch am 22. 3. 1994 weit im Süden an der Punta del Viento). Die nur geringen Durchzugszahlen im März werden schon von Bannerman (1963) betont, während Rauchschwalben später häufiger auftreten (siehe auch Osborne 1986).

Mehlschwalbe, *Delichon urbica*

1993 nur je 2 Ex. am 23. 2. südlich Caleta de Fuste über Barranco del Valle del Miraflor und am 2. 3. bei Tarajalejo, 1994 2 am 10. 3. im Barranco de Ajuy, 1 am 13. 3. in Corralejo, 3 am 14. 3. in Morro Jable und 2 am 22. 3. an der Punta del Viento. Nach Bannerman (1963) nur unregelmäßiger Durchzügler; wie von uns früher sind auch nach Shirt (1983) und Osborne (1986) im April nur wenige Exemplare festgestellt worden, während E. & N. Kühnberger (1989) 1988 etwa zur gleichen Zeit im Süden viele Mehlschwalben beobachtet haben. Thanner (1912) hat übrigens seinerzeit auf Teneriffa noch im Juni immer wieder durchziehende Mehlschwalben gesehen, z. B. noch am 19. 6. 1912.

Bachstelze, *Motacilla alba*

Am 21. 2. 1993 1 und später 10 Ex. am Strand von Caleta de Fuste ziehend, dort am 24. 2. um 18.50 h wieder zwei Gruppen von je 5 Ex. beobachtet. Am 7. 3. 1994 bei Caleta de Fuste 1 Ex., am 8. 3. 1 einzelne Bachstelze an der Playa de Sotavento, 1 am 10. bzw. 12. 3. bei Las Salinas; davon abweichend am 9. 3. 1994 7 in trockener, steiniger Ebene bei Tefia auf dem Zuge, später 1 einzelne Bachstelze noch am 20. 3. am Wasserreservoir von Triquivirjate. Als gelegentlicher Wintergast und regelmäßiger Durchzügler bekannt (Bannerman 1963); von Thanner (1905) schreibt, daß er sie auf Fuerteventura während des ganzen Februars an Wasserpflützen angetroffen und bis zum 11. 3. beobachtet habe. Als Wintergast auch von Perez Padron & Bacallado Aranegra (1972) im Dezember 1971 in Jandia nachgewiesen.

Spornpieper, *Anthus novaeseelandiae*

1 Ex. am 22. 2. 1993 in Caleta de Fuste, am 10. 3. 1993 1 Ex. bei Las Salinas nahe der Küste und 3 Ex. landeinwärts an Wasserreservoir bei Triquivirjate. Am 11. 3. 94 2 beim Faro de Toston und 1 Ex. am 25. 3. im Barranco de la Torre. Die erste gesicherte Beobachtung auf den Kanaren erfolgte im Jänner und Februar 1983 in Santa Cruz de Tenerife (Ardeola 35 (1), 1988: 173).

Kanarenpieper, *Anthus berthelotii*

Wie schon von anderen berichtet, einer der häufigsten und weitestverbreiteten Vögel Fuerte-venturas von der Küste bis in trockenes Hügelland. In schütterer Strandvegetation, in Lavafeldern bereits auf kleinen Vegetationsinseln, meist paarweise auftretend. Am 24. 2. 1993 und später bei Caleta de Fuste mehrfach Singflug beobachtet, aber erst am 6. 3. 1993 beim Monte Roja und am 10. 3. an Wasserreservoir bei Triquivijate mit Futter im Schnabel notiert. Im März 1994 waren vielfach bereits selbständige Jungvögel unterwegs. Bannerman (1964) bezeichnet ihn nach bereits anfangs Februar ausgeflogenen Jungvögeln als frühen Brüter, während Polatzek (1908) auf einer der östlichen Inseln erstmals am 16. 2. ein fest auf 2 Eiern sitzendes ♀ angetroffen hat. Auf Lanzarote haben Hilden & Hilden (1995) aber schon anfangs Jänner Kanarenpieper brütend vorgefunden. Von Fuerteventura befinden sich im NMW von Polatzek gesammelte Gelege vom 29. 2, 15. und 26. 3. sowie vom 9. 4. 1904 (Inv. Nr. 30224–30.227).

Die von Tschusi und Polatzek 1908 von Fuerteventura, Lanzarote und Graciosa beschriebene Subspecies *A. b. lanzarotae* wird von Bannerman (1963) in die Synonymie der Nominatform gestellt; es ist zwar bei einer der Syntypen im NMW die Oberseite mehr graubraun, unterscheidet sich aber bei den meisten der von R. v. Thanner auf Fuerteventura gesammelten Ex. in Farbton und Fleckung nicht konstant von Kanarenpiepern der westlicheren Inseln.

Raubwürger, *Lanius excubitor koenigi*

Weit verbreitet von Dünen- und Grasland mit vereinzelt Büschen, Barrancos mit spärlicher Vegetation in allen Höhenstufen sowie im Kulturland, wo er selbst die touristisch erschlossenen Bereiche nicht meidet und auf eingeführten Bäumen brütet; gern auch auf Telegraphendraht. 1993 zuerst am 5. 3. bei Tefia mit Futter im Schnabel zu einzelner Feigenbaum fliegend; am 10. 3. 94 im Barranco de Ajuy ebenfalls fütternd, am 14. 3. am Isthmus von Pared und am 24. 3. im Barranco de Pecenescal mit Lacertaschwanz, am 21. 3. am Stausee Las Penitas mit ganzer Eidechse im Schnabel. Am 12. 3. 94 aber bereits 2 flügge Junge im Barranco de la Torre, Junge auch am 16. 3. in Vallebron und am 26. 3. am Montana Blanca de Abaya westlich von Caleta de Fuste. Gelege nach Bannerman (1963) im Februar, März und April. Polatzek hat auf Fuerteventura ein Nest mit Dunenjungen bereits am 25. 2. 1904 gefunden (Polatzek 1908); aus 4–5 Eiern bestehende Gelege aus der Sammlung Polatzeks im NMW von Fuerteventura stammen von Daten zwischen dem 17. und 25. 3. 1904; von R. v. Thanner gesammelte Gelege im ZFMK aus Antigua vom 3. und 15. 3. 1904 sowie ein 5er-Gelege vom 4. 3. 1914, das mit der Sammlung Boxberger ans ZMFK gelangt ist (Koenig 1931/32). Mit der Problematik der offenbar starken Variation kanarischer Raubwürger hat sich Eck (1990) befaßt.

Rotkehlchen, *Erithacus rubecula*

Nur am 10. 3. 1994 2 einzelne Ex. im Barranco de Ajuy in dichter Vegetation neben Wasserreservoir und bei Einmündung eines Seitentales mit einem kleinen Gerinne. Nach Bannerman (1963) auf Fuerteventura nur Exemplare der Nominatform als seltene Durchzügler; 1904 und 1905 auch von Thanner (1905, 1908) lediglich im März festgestellt. Die kräftiger gefärbte Unterart *E. r. superbus* der westlichen Inseln scheint daher nicht auf Fuerteventura oder Lanzarote zu kommen.

Gartenrotschwanz, *Phoenicurus phoenicurus*

1 einzelnes ♀ am 10. 3. 94 im Barranco de Pajara. Durchzügler (Polatzek 1909, Bannerman 1963), von der ICBP-Expedition nach Osborne (1986) am 1. und 4. 4. 1984 auf Fuerteventura bei Corralejo und westlich von Puerto del Rosario beobachtet.

Kanarenschmätzer, *Saxicola dacotiae*

Ziemlich weit verbreitet vorgefunden: am 23. 2. 1993 am Hang des Montana Blanca de Abaya (193 m) westlich von Caleta de Fuste 2 Paare und ein einzelnes Männchen, ein ♀ mit Futter im Schnabel Gestrüpp neben Müllhalde anfliegend, in Pozo Negro am 27. 2. 93 ein Paar unmittelbar neben Häusern in spärlich bewachsenem Geröllfeld sowie in Barranco E Triquivi-

jate ein singendes ♂. 1994 an derselben Stelle 1 Paar an offener Reviergrenze mit einzelner ♂ streitend. Weitere Paare und einzelne Ex. im Malpais grande, in Caldereta, im Barranco del Roque, im Barranco del Valle, in Tesejerague in verlassenen ehemaligem Kulturland; im Barranco de la Torre mindestens innerhalb 1 km 4 ♂♂, am 12. 3. dort ein flügendes Junges und am 19. 3. 94 am Hang des Montaña Blanca da Abaya 4 Paare und ein ♂, davon 2 mit je 2 flügenden Jungen, solche am 26. 3. bereits ohne Begleitung der Altvögel angetroffen. Bei Habitatwahl nicht wählerisch und offenbar anpassungsfähiger als bisher angenommen, an Berghängen und Barrancos mit spärlichem Bewuchs, in ehemaligem oder extensiv bewirtschaftetem Kulturland und neuerdings unmittelbar neben touristisch genutzten Flächen. Die mögliche Gefährdung durch Katzen, die noch von Collins (1984) als gering eingestuft worden ist, ist mit der zunehmenden Annäherung der touristisch genutzten Gebiete an die Brutareale wohl nicht wegzuleugnen, zumal von uns 1994 herumstreunende Katzen sogar weitab von menschlichen Behausungen (z. B. im Barranco de la Torre) beobachtet worden sind (in unmittelbarer Nähe hielten sich allerdings auch Kanarienschmätzer auf). Die im gleichen Lebensraum vorkommenden Erdhörnchen (*Atlantixerus getulus*), die heute weit über Fuerteventura verbreitet sind und auch unmittelbar neben Brutplätzen von *Saxicola dacotiae* beobachtet werden konnten, stellen hingegen offenbar keine Bedrohung dar (siehe auch Phillips 1985 und Osborne 1986 sowie Löhrl 1987).

Als früher Brüter bekannt, von Meade-Waldo bereits im Februar Nester mit Jungen gefunden (Bannerman 1963), Gelege im ZMFK von R. v. Thanner zwischen 16. 2. und 29. 3. 1912 in Tindaya, Oliva, Toston, Esquinzo und Vallebrón gesammelt (Koenig 1931/32).

Bibby & Hill (1987) haben zwischen dem 18. 2. und 11. 3. 1985 bei 63 % von 84 kartierten Paaren geschlüpfte Jungvögel angetroffen und die durchschnittliche Jungenzahl von 47 Brutten mit 2,3 Jungen errechnet; die Gesamtpopulation auf Fuerteventura wird von ihnen aber mit 750 ± 100 Paaren (gegenüber den sehr niedrigen Annahmen von nur 50–150 Paaren durch Collar & Stuart 1985 bzw. 100–200 Paaren, Collins 1984) überschätzt, da sie die mögliche Verbreitung nur nach der Topographie berechnet haben.

Singdrossel, *Turdus philomelos*

Nur 1994 beobachtet, am 6. 3. im Barranco de la Torre 2 Ex., 4 am 10. 3. im Barranco de Pajara, 1 am 16. 3. E Tindaya und am 21. 3. 2 in Vega do Rio Palmas, durchwegs in dichter Vegetation bzw. in Kulturland, sehr scheu; Durchzügler, aber von Fuerteventura gelegentlich auch in größerer Zahl als Wintergast bekannt (Meade-Waldo 1889, Polatzek 1909). 1979 wurden nach Shirt (1983) Singdrosseln noch am 3. und 7. 4. beobachtet.

Fitislaubsänger, *Phylloscopus trochilus*

Nur am 21. 3. 1994 ein Ex. an der alten Kirche von Betancuria in Konifere nach Nahrung suchend; nach Bannerman (1963) Durchzügler, vor allem auf den östlichen Inseln und dort vom 25. 2. bis 12. 4. festgestellt (Bannerman 1919); nach von Thanner (1912) im gleichen Jahr zwischen dem 26. 3. und 3. 4. sogar häufiger als *P. collybita*. 1979 nach Shirt (1983) zwischen 31. 3. und 6. 4. mindestens 5 Ex. gesehen, im April 1984 laut Osborne (1986) nur 2 Ex. registriert.

Zilpzalp, *Phylloscopus collybita*

Am 8. 3. 94 1 Ex. in dichtem Baum beim Parkplatz des Hotels Los Gorrones an der Playa de Sotavento, ein weiteres Ex. am 18. 3. in einem Granadillastrauch am Berghang oberhalb von Vega do Rio Palmas sowie eines am 21. 3. in Barranco nördlich vom Stausee Las Penitas, schließlich 2 Ex. an Wasserreservoir bei Triquivijate. Nach Bannerman (1963) auf Fuerteventura nur Durchzügler im März und April, bei Belegex. hat es sich jedoch nicht um die auf Lanzarote brütende Unterart *L. c. exsul* gehandelt. Von Shirt (1983) im April 1979 nur ein einzelnes Ex. bei La Oliva, von Osborne (1986) im April 1984 auf Fuerteventura insgesamt 12 Ex. gezählt. Von Thanner (1912) hat am 13. 3. 1912 einen Zilpzalp erlegt, den er zur Nominatform gerechnet hat; erst zwischen dem 26. 3. und 3. 4. 1912 ist er zahlreichen ziehenden *P. collybita* begegnet.

Mönchsgrasmücke, *Sylvia atricapilla*

Einzelne Männchen am 26. 2. 1993 in Caleta de Fuste und am 8. 3. in Toto singend, am 8. 3. 1994 ein singendes ♂ auf Baum neben Parkplatz des Hotels Los Gorriones an der Playa de Sotavento, am 10. 3. in Toto, am 21. 3. in Vega do Rio Palmas und in Pajara, dort in den Bäumen am Kirchenplatz mindestens 4 ♂♂. Auf Fuerteventura ist die Nominatform Durchzügler im Frühjahr und Herbst (Bannerman 1963); 1984 von Osborne (1986) noch im April beobachtet.

Samtkopfgrasmücke, *Sylvia melanocephala leucogastra*

1994 zunächst nur in dichten Tamariskenbeständen in Barrancos festgestellt, zuerst am 10. 3. im Barranco de Ajuy mindestens 8 singende ♂♂, teilweise weniger als 30 m voneinander entfernt, weiters im Barranco de la Torre, im Valle de Gran Tarajal, im Barranco de la Valle und am Stausee Las Penitas; in Pajara aber am 18. 3. 1994 im Ortsgebiet ein Männchen, einen flüggen Jungvogel in einer dichten Bougainvillea-Hecke neben Barranco fütternd, am 21. 3. dort ein Paar mit 2 juv., so daß sonstige Beschränkung auf Tamarisken wohl nur mit der auf Fuerteventura im Freien ausschließlich dort gegebenen dichten Vegetation zusammenhängen dürfte. Schon von Meade-Waldo (1889) wird die Samtkopfgrasmücke auf Fuerteventura nur als in den Barrancos mit Tamarisken als gewöhnlich bezeichnet. Von Thanner (1905) bemerkt, daß „das Sammetköpfchen in den ihm zusagenden Lagen häufiger als auf Tenerife vorkommt“ und nennt Rio de las Palmas und einzelne Stellen nächst Antigua. Auch Bannerman (1963) hat sie auf Fuerteventura schon seinerzeit in den Tamariskenbeständen im Barranco de la Pena und bei Gran Tarajal beobachtet, wo sie auch 1957 von der Cambridge Zoological Expedition angetroffen wurde (Hooker 1958). 1984 ist sie auch im Barranco de Ajuy gefunden worden (Osborne 1986); nach Shirt (1983) auf Fuerteventura nur lokal. Bruten nach Bannerman (1963) erst im März, aber bis in den Juli hinein. Im NMW befindet sich nur ein einziges von Polatzek am 2. 1. 1905 auf Fuerteventura an einem nicht näher angeführten Platz gesammeltes ♀ (Balg 30.319). Es ist oberseits grauer als ♀♀ die Nominatform und stimmt mit typischen *S. m. leucogastra* im NMW von den westlichen Kanaren gut überein.

Auf Fuerteventura gefährdet und weiteres Vorkommen von der Erhaltung zusammenhängender dichter Tamariskenbestände in den Barrancos abhängig, da in Restbeständen keine Samtkopfgrasmücken angetroffen worden sind; noch besiedelte Tamariskenbestände durch bauliche Maßnahmen in der Nähe von Ansiedlungen (Gran Tarajal), durch Störungen, Wasserverschmutzung (z. B. durch Überdüngung im ansonsten noch wenig gestörten Barranco de la Torre) gefährdet. Barrancos werden auch von Shirt (1983) als bevorzugter Lebensraum angegeben, ohne daß dabei aber auf die Bedeutung von Tamariskenbeständen hingewiesen wird; nur ein kleiner Teil der Barrancos auf Fuerteventura enthält aber solche noch in ausreichendem Maße. Diese scheinen unter anderem auch für den nur kleinen Bestand der Fuerteventura-Blaumeise (*Parus caeruleus degener*) wichtig zu sein.

Brillengrasmücke, *Sylvia conspicillata orbitalis*

Weit verbreitet in offener Landschaft mit vereinzelt Büschen, an ariden Berghängen und in Barrancos unmittelbar neben Tamariskenbeständen, in denen auch *Sylvia melanocephala* vorkommt, aber dort regelmäßig in den offeneren Bereichen; in steinigten Grasebenen schon bei Vorhandensein von Dornlatichtbeständen in kleinen Restflächen verlassenen Kulturlandes (z. B. E Paso del Chico, 16. 3. 1994). Anfangs März 1993 ♂♂ bereits intensiv singend, am 4. 3. im Barranco de Pajara 2 Paare im Revierstreit an der Straße, dort später ein 9 g schweres ♀ als Verkehrsoffer tot vorgefunden; am 11. 3. 1993 ♂ im Barranco de Pecenescal bereits Futter sammelnd. Am 12. 3. 1994 im Barranco de la Torre schon Paar mit 2 flüggen Jungvögeln unterwegs, am 15. 3. 94 werden östlich von Triquivijate in Gebüsch an trockenem Hang 2 gerade flügge Junge vom ♂ gefüttert. Nach Bannerman (1963) Nestbau auf Fuerteventura erst im März, von Shirt (1983) und Osborne (1986) im April futtertragende Ex. beobachtet. Polatzek (1908) hat auf Fuerteventura nur 2 Nester mit Gelegen erhalten, ohne genauere Daten anzuführen. Im ZMFK befinden sich zwei von R. v. Thanner am 15. bzw. 17. 3. 1904 in Antigua gesammelte Nester mit 4 bzw. 2 Eiern, die in Opuntien errichtet worden waren (Koenig 1931/32).

Für die Brillengrasmücke wurde von Tschusi 1901, basierend auf einem ♂ aus Canico auf Madeira und einem ♀ aus Mercedes, Teneriffa, der Name *Sylvia conspicillata bella* eingeführt, bis Gyldenstolpe (Bull. Brit. Orn. Cl. 46, 1925, p. 47) auf den 1854 von J. A. Wahlberg für Brillengrasmücken von den Capverdischen Inseln vorgeschlagenen Namen *Prinia orbitalis* hinwies und Ex. von dort als vollkommen identisch mit solchen von Madeira und den Kanaren bezeichnete. Von der Nominatform unterscheidet sich *S. c. orbitalis* durch geringere Flügelmaße und generell dunklere Färbung (Volsoe 1951). Vaurie (1954) kam zur Überzeugung, daß sich die Brillengrasmücken von Madeira von denjenigen von den Kapverdischen Inseln zwar durch kräftigere und dunklere Färbung unterscheiden, solche von den Kanaren aber intermediär wären und deshalb alle besser unter *S. c. orbitalis* vereint bleiben sollten. Der im NMW aufbewahrte Typus von *S. c. bella* aus Canico, Madeira (NMW 42.219, ♂) ist im Farbton mit von Polatzek auf Teneriffa und La Palma gesammelten Ex. im NMW identisch, während möglicherweise noch jüngere Ex. aus Teneriffa im NMW aus der Kollektion von Thanners heller sind. Aus Fuerteventura gibt es im NMW nur ein von Polatzek gesammeltes ♂ vom 14. 6. 1902 (NMW 30.313), das ebenfalls viel blasser als der Typus von *S. c. bella* ist. Das Datum läßt aber nicht auf ein auf dem Zug befindliches Ex. der Nominatform schließen, zu der Vaurie (l. c.) ein Ex. vom März im AMNH rechnen möchte.

Blaumeise, *Parus caeruleus degener*

1993 1 Paar am 8. 3. in baumlosem Hügelland östlich des Degollada de Sice wilde Tabaksträucher (*Nicotiana glauca*) entlang der Straße absuchend und ein weiteres Ex. etwas weiter westlich in Kulturland vor Toto. Am 20. 3. 1994 in dichtem Tamariskenbestand im Barranco del Valle (5 km östlich Aguas Verdes) längere Zeit ein ad. mit einem juv. beobachtet, das mit kleinen, vorwiegend vom wilden Tabak abgelesenen Raupen gefüttert wurde. Am 21. 3. 1994 ein weiteres Ex. an einem vermutlichen Nistplatz im Stamm einer kanarischen Dattelpalme im Barranco de la Pena, wo sie Bannerman schon 1913 in den dichten Tamarisken vorgefunden hat (siehe auch Bannerman 1963: 195). Von Shirt (1983) im April 1979 mehrfach, von Osborne (1986) 1984 nur im Barranco de Ajuy festgestellt. Tamariskenbestände (*Tamarix canariensis*) in den Barrancos gelten als bevorzugter Lebensraum der Blaumeisen auf Fuerteventura (Goriup 1983: 36; Shirt 1983: 60), obwohl als Nistplätze vor allem Höhlen in Feigenbäumen, Steinmauern und unbewohnten Häusern bekannt sind (Bannerman 1963: 196); dazu kommen wohl noch Kanarische Dattelpalmen (*Phoenix canariensis*), die in den von den Blaumeisen bevorzugten Barrancos oft vorhanden sind. Auch unsere Beobachtungen erfolgten vorwiegend in solchen Barrancos, wobei Nicotianapflanzen offenbar bevorzugt nach Nahrung abgesucht werden; an Nicotianasträuchern hielten sich auch die einzigen außerhalb eines Barrancos 1993 am Degollada de Sice beobachteten Blaumeisen auf.

Polatzek hat diese Meise seinerzeit in Antigua, Casillas del Angel und in La Oliva vorgefunden; im NMW befindet sich ein von Thanner im März 1912 in La Oliva gesammeltes juv. (NMW 74.402), von wo er auch noch 1914 mehrere adulte Ex. erhalten hat. Weitere Belegstücke von Thanner im NMW stammen aus Vallebron und von „Rio Palmas“ (Vega do Rio Palmas) beim Embalse Las Penitas, dem einzigen Ort, wo Bannerman sie 1913 beobachtet hat und wo die Blaumeise bis in die neueste Zeit hin immer wieder angetroffen worden ist (Hooker 1958, Shirt 1983, Mache 1991). Von Thanner hat zeitlich mit unserer Beobachtung übereinstimmend bereits am 3. März fütternde Blaumeisen beobachtet (Bannerman 1963). Ein von R. v. Thanner gesammeltes 5er-Gelege im ZMFK aus einer Mauerritze eines alten Hauses in Antigua stammt vom 9. 3. 1904 (Koenig 1931/32). Auf Fuerteventura zählt die lokale Unterart der Blaumeise, die sonst nur noch auf Lanzarote vorkommt, zwar seit jeher zu denjenigen Singvogelarten mit der kleinsten Population, erscheint aber derzeit wohl nicht unmittelbar gefährdet.

Grauammer, *Emberiza calandra thanneri*

1993 zuerst am 6. 3. nahe La Oliva auf Paßhöhe vor Vallebron 4 Ex. auf Telegraphenleitung, am 10. 3. 1993 bei Wasserreservoir bei Triquivijate 3 Exemplare badend und unweit davon 1 ♂ auf trockener Distel singend. 1994 ebendort und bei einem weiteren Damm unweit davon 4 singende ♂♂. Am 16. 3. vor La Oliva ein ♀ zunächst mit Nistmaterial unterwegs, dann

auf einem Lyciumstrauch Paarung mit aufgetauchtem ♂, an der Ortsausfahrt in südlicher Richtung 2 weitere Paare, davon einmal ein Paarungsversuch nach intensivem Gesang, sowie ein singendes ♂. 1994 außerdem bereits am 9. 3. bei La Corte in Kulturland (in der Ebene von Antigua) 2 Ex., davon 1 ♂ singend, und weitere 2 Ex. nördlich von Antigua, wo wir Grauammern auch später wiedergefunden haben. Nach Shirt (1983) 1979 am 3. 4. bei Antigua nur ein singendes ♂, weitere Ex. aber nördlich davon bei Ampuyenta und in Casillas del Angel. Osborne (1986) berichtet von einer einzigen Beobachtung bei Lajares. Auf Fuerteventura nach Polatzek Zugvogel, erst im Februar eintreffend und mit unseren Beobachtungen übereinstimmend Mitte März beim Nestbau. Polatzek hat auf Fuerteventura 1 ♀ am 11. 3. 1904 (NMW 30.540) und 3 Gelege am 20. 3., 7. und 12. 4. 1904 gesammelt (30.244-46).

Tschusi hat 1903 die Grauammer Teneriffas nach von Rudolf von Thanner eingeschickten Exemplaren auf Grund der größeren und dunkleren Fleckung auf Ober- und Unterseite als neue Unterart beschrieben und nach dem Sammler *Emberiza calandra thanneri* genannt. Die beiden Syntypen in der Kollektion Tschusis mit seiner Nummer 5070 und 5201, ein ♂ vom Dezember 1901 und ein weiteres vom Mai 1903, sind mit seiner Sammlung 1906 vom NMW erworben worden (Inv. Nr. 63.603 und 63.604). Tschusi hat für seine Diagnose damals außerdem ein weiteres Paar vom Mai 1903 vorgelegen, von dem sich nur das ♀ im NMW befindet (Inv. Nr. 63.602); der Verbleib des ♂ ist nicht bekannt. Bannerman (1919) hat nach anfänglicher Skepsis diese Rasse anerkannt und führt die Grauammern der Kanarischen Inseln auch 1963 als eigene Unterart, hegte aber weiterhin Zweifel, ob nicht teilweise Vögel der Nominatform vor allem die östlicher gelegenen Inseln erreichen. Auch von Hartert (1904) ist *Emberiza calandra thanneri* anerkannt worden, während schon Sassi (1908) die Unterscheidungsmerkmale nicht für ausreichend befunden hat. Volsoe (1951), dem nur wenig neues Material vorgelegen hat, hat sich wegen der bestehenden Zweifel nicht zur Anerkennung einer eigenen Unterart von hier entschließen können. Bälge von den Kanaren heben sich aber wirklich nicht deutlich von der großen Serie von Grauammern aus anderen Gebieten im NMW ab.

Stieglitz, *Carduelis carduelis parva*

Nur 1994 beobachtet: Am 18. 3. 1994 hielt sich in Pajara an Barranco ein Paar längere Zeit hindurch auf einem Nicotianastrauch auf, ♂ singend; beide Ex. dort am 21. 3. wieder angetroffen. Ein weiterer Stieglitz am 21. 3. 94 in Vega do Rio Palma im Barranco südlich des Dorfes. Auf Fuerteventura nur lokal vorkommend (Bannerman 1958) und von der Cambridge Zoological Expedition 1957 nicht vorgefunden (Hooker 1958). Im Dezember 1971 haben Perez Padron & Bacallado (1972) aber in Jandia viele (ziehende?) Stieglitze gesehen, und auch Heinze & Krott (1980) haben am 25. und 26. 12. 1976 an 2 Plätzen welche beobachtet. 1979 wurde von der ICBP Expedition nur ein einzelnes Ex. am 4. 4. bei Corralejo gesehen (Shirt 1983). Auch Osborne (1986) hat 1984 nur einmal 3 Ex. in der Nähe des Flugplatzes (südlich Puerto del Rosario) beobachtet.

Von Polatzek stammt ein vermutliches ♀ vom 10. 1. 1904 im NMW (Balg Nr. 30.383), dessen genauer Sammelort auch aus der Originaletikette nicht hervorgeht, aber Polatzek (1909: 6) hat selbst berichtet, daß er den Stieglitz im „Valle de Rio Palma“ (heute Vega do Rio Palmas) angetroffen habe, wo er auch von uns 1994, von Bannerman aber nur 1913 gesehen worden ist. Außerdem befinden sich im NMW 2 von Polatzek am 18. 3. (2 Eier) bzw. 16. 4. 1904 (4 Eier) gesammelte Gelege ohne genaueren Fundort.

Hänfling, *Acanthis cannabina harterti*

Im März 1993 vorwiegend im Norden der Insel paarweise oder in kleinen Gruppen bis zu 4 Ex. angetroffen, südlichste Beobachtung am 4. 3. im Barranco de Ajuy und am 9. 3. W Puerto Lajas. Am 15. 3. 1994 in Triquivirjate bereits mit flüggen Jungvögeln beobachtet, ebenso am 17. 3. bei Gran Tarajal, aber noch am 16. 3. im Hochtal von Vallebron in Kulturland ein größerer Flug von mindestens 15 Ex. Nach Bannerman (1963) auf Fuerteventura nur spärlich verbreitet und erst von März bis Mai nistend. Nach Shirt (1983) im April 1979 selten mehr als 2–3 Ex. beisammen; auch nach Osborne (1986) nur in kleinen Gruppen angetroffen und keine Angaben über Jungvögel. Polatzek (1909) hat auf Fuerteventura Gelege zwischen dem 18. 3. und 27. 4. gesammelt; die vollen Gelege bestanden aus 5 Eiern. 2 Gelege im NMW stam-

men vom 17. und 18. 4. 1904. Außerdem befinden sich aus der Koll. Polatzek im NMW 3 adulte ♂♂ und ein ♂ mit nur schwach angedeuteter, roter Brust vom 26. 6. 1902. Auf Lanzarote hat Polatzek noch im Mai einen erst wenig befiederten Nestling erhalten.

Wüstengimpel, *Bucanetes githaginea amantum*

Weit verbreitet von der Küste auf steinigen Ebenen und Abhängen bis ins Bergland, im Februar 1993 noch in größeren Flügen unterwegs (am 27. 2. 1993 im Barranco de la Boca de Pozo Negro 28 Ex., am gleichen Tag bei Las Salinas 13 Ex.), aber schon am 23. 2. 1993 am Hang des Montana Blanca de Abaya westlich Caleta de Fuste 1 ♀ mit Zweig im Schnabel Nistplatz unter Stein aufsuchend. Im März 1994 durchwegs paarweise oder einzeln angetroffen, schon am 6. 3. ein flügger Jungvogel am Nordhang des Barranco de la Torre, dort auch noch am 25. 3. 2 gerade flügge Junge. Von Polatzek gesammelte, aus 3–5 Eiern bestehende Gelege im NMW haben Daten zwischen dem 20. 3. und 13. 4. 1904, im ZMFK aber Gelege schon vom 4.–17. 3. (Koenig 1931/32). Nester sind bereits Mitte Februar und bis in den Mai hinein zu finden (Polatzek 1909). Ein Ex. vom 3. 8. 1904 im NMW aus der Koll. Polatzek ist noch im ganz ockerbraunen Jugendkleid (B 30.433).

Weidensperling, *Passer h. hispaniolensis*

Weit verbreitet, vor allem im Kulturland, in Hotelanlagen bzw. in der Nähe von Kanarischen Dattelpalmen, in denen er besonders gerne zu nisten scheint; Brutplätze aber auch in Hausmauern, alten Brunnen, verlassenen Häusern und Haus- und Mühlenruinen, weiters in Höhlen in den steilen Felswänden von Barrancos (ein ♂ einen solchen Nistplatz bei Triquivijate am 15. 3. 1994 aufsuchend) und praktisch in allen Ansiedlungen anzutreffen. Bereits am 23. 2. 1993 in Caleta de Fuste Nistmaterial eintragendes ♂, flügge Jungvögel im März 1994 ebendort und an mehreren anderen Stellen; auch nach Bannerman (1963) bereits ab Februar nistend. Im NMW befindet sich nur ein einziges, aus 6 Eiern bestehendes Gelege vom 15. 4. 1904.

Im NMW werden auch die beiden Syntypen des von Tschusi 1914 beschriebenen *P. h. canariensis* aufbewahrt, die von R. von Thanner im Februar 1910 in Oliva auf Fuerteventura gesammelt worden sind. Obwohl die Typen und die übrigen von den Kanaren stammenden Weidensperlinge im NMW das von Tschusi betonte, besonders leuchtende Weiß der Wangen und der Unterseite sowie die erwähnte, grobe Seitenfleckung gut zeigen, heben sie sich doch nicht eindeutig von den Exemplaren anderer Gebiete ab, so daß auch mit Vaurie (1956) und Bannerman (1963) übereinstimmend *P. h. canariensis* wohl in die Synonymie der Nominatform gestellt werden muß. Auch unter der Annahme der sehr rezenten Besiedlungsgeschichte der Kanarischen Inseln durch den Weidensperling (seit etwa 1800, siehe Martin 1987) erscheint die Anerkennung einer eigenen Unterart unlogisch.

Kolkrabe, *Corvus corax tingitanus (jordansi)*

Weit verbreitet von der Küste bis zu den höchsten Erhebungen, am 13. 10. 1992 10 Kolkraben über dem Paß nördlich von Betancuria kreisend; im Februar und März 1993 einzeln, paarweise, nur gelegentlich auch zu mehreren beisammen, vor allem an Mülldeponien aber bis zu 7 Ex. gleichzeitig beobachtet.

Im März 1994 häufiger einzeln oder paarweise, aber nur am 16. 3. im Barranco Esquinzo ein Paar möglichen Brutplatz in Felshöhle knapp unterhalb der Felskante mit Futter aufsuchend, ein weiteres Ex. mit Futter im Schnabel am 24. 3. 1994 am Talschluß des Barranco de Pecenescal über den Dünen. Nach Bannerman (1963) auf Fuerteventura im März und April nistend; Polatzek (1908) hat dort Gelege bereits am 4. und 10. 3. gesammelt, solche im NMW stammen aber von späteren Daten (5., 6. und 15. 4. 1904.) 2 Gelege von Rudolf von Thanner im ZMFK vom 19. bzw. 27. 3. 1912; dasjenige vom 27. 3. bestand aus 6 Eiern, war aber schon stark bebrütet, so daß nur 2 Eier erhalten werden konnten (Koenig 1931/32).

Von den Kanaren ist 1901 von Hartert & Kleinschmidt nach einem Exemplar aus Palma *Corvus corax canariensis* beschrieben worden, aber weder Meinertzhagen (1926) noch Dorst (1947) und Niethammer (1953) haben die Kolkraben der westlichen Kanaren als eigene Form anerkannt; Niethammer (1953) hat jedoch die Population von Fuerteventura unter dem

Namen *C. c. jordansi* mit dem Hinweis auf das dunkelbraune und nicht schwarze Kleingefieder abgetrennt. Ihm standen 12 von R. v. Thanner im März 1912 auf Fuerteventura mit dem Fundort Oliva gesammelte Kolkkraben zur Verfügung, Holotypus und Paratypen befinden sich im ZMFK (Rheinwald & van den Elzen 1984). Als Verbreitung von *C. c. jordansi* nimmt Niethammer auch Lanzarote und die benachbarten kleinen Inseln Allegranza und Monte Clara an. 4 ebenfalls von R. v. Thanner im März 1912 auf Fuerteventura gesammelte Kolkkraben im NMW würden Niethammers Diagnose bestätigen, aber 3 Bälge von Polatzek aus Lanzarote im NMW von Mai, August und September unterscheiden sich nicht von Ex. von Teneriffa („*C. c. canariensis*“). Vaurie (1954), dem allerdings nur 3 Kolkkrabenbälge von Fuerteventura vorgelegen haben, ist der Vorgangsweise Niethammers nicht gefolgt, vermutet aber, daß das Gefieder im trockeneren Klima Fuerteventuras möglicherweise schneller ausbleicht als in den feuchteren westlichen Inseln, und da alle die von Niethammer betonte Färbung zeigenden Bälge vom März stammen, hat Vaurie möglicherweise recht. Auch zu einer Entscheidung, ob die Kolkkraben der Kanaren nicht überhaupt zur weiter verbreiteten Unterart *C. c. tingitanus* Irby zu rechnen sind, reicht das mir vorliegende Material nicht aus. Bannerman (1963) erwähnt *Corvus corax jordansi* überhaupt nicht und rechnet alle Kolkkraben der Kanaren zur auch weit über den Norden Afrikas verbreiteten Unterart *Corvus corax tingitanus*.

Diskussion

Nach ersten Kurzbesuchen der Insel Fuerteventura (Kanaren) im Jahre 1992 wurden im Februar und März 1993 und 1994 während zweier Aufenthalte von jeweils 3 Wochen die meisten Gebiete der Insel aufgesucht und insgesamt 67 Vogelarten beobachtet. Von den Brutvögeln Fuerteventuras konnten für 21 Arten Brutaktivitäten nachgewiesen werden. Unter den Zugvögeln wurden an seltenen Besuchern und Durchzüglern Löffler (*Platalea leucorodia*), Blauflügelente (*Anas discors*), Marmelente (*Marmaronetta angustirostris*), Mantelmöwe (*Larus marinus*), Dünnschnabelmöwe (*Larus genei*), Rußseeschwalbe (*Sterna fuscata*) und Häherkuckuck (*Clamator glandarius*) beobachtet. Der in neuerer Zeit nur selten festgestellte Stieglitz (*Carduelis carduelis*) wurde an 2 Plätzen angetroffen. Besonders hingewiesen wird auf die in Fuerteventura begrenzte Verbreitung der Samtkopfgrasmücke (*Sylvia melanocephala*), die hier fast ausschließlich auf Trockentäler (Barrancos) mit intakten Tamariskenbeständen beschränkt ist, deren Erhaltung daher besonders wichtig wäre. Weiters sind Bemerkungen zur systematischen Zuordnung der Brutvögel sowie einige Beobachtungen von Lanzarote hinzugefügt.

Literatur

- (Anon.) (1987): Noticiario ornitológico. — *Ardeola* 34 (2): 275–292.
 (Anon.) (1988): Noticiario ornitológico. — *Ardeola* 35 (1): 167–174.
 (Anon.) (1993): 1992: The Western Palearctic year. — *Birding World* 6 (1): 16–27.
 Bacallado, J. J. (1976): Notas sobre la distribución y evolución de la Avifauna Canaria. — In: G. Kunkel (ed.), *Biogeography and ecology of the Canarian Islands*. Monographiae Biologicae 30: 413–431. Dr. W. Junk B. B. Publishers, The Hague.
 Bannerman, D. A. (1914): An ornithological expedition to the Eastern Canary Islands. — *Ibis* 10 (2): 38–90, 228–293.
 Bannerman, D. A. (1919): List of the birds of the Canary Islands with detailed reference to the migratory species and accidental visitors. — *Ibis* 11 (1): 84–131, 291–321, 457–495, 708–764.
 Bannerman, D. A. (1958): Birds of Fuerteventura. — *Ibis* 100: 624–625.
 Bannerman, D. A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Volume one. A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages. — Oliver & Boyd, Edinburgh and London.

- Bibby, C. J. & D. A. Hill (1987): Status of the Fuerteventura Stonechat *Saxicola dacotiae*. — Ibis 129: 491–498.
- Bolle, C. (1854): Bemerkungen über die Vögel der canarischen Inseln. — J. Orn. 2: 447–462.
- Bolle, C. (1857): Mein zweiter Beitrag zur Vogelkunde der canarischen Inseln. — J. Orn. 5: 258–292, 305–351.
- Britton, D. (1989): More birds on Fuerteventura. — Birding World 2(6): 214–215.
- Collar, N. J. (1983): A history of the Houbara in the Canaries. — Bustard Studies 1: 9–30.
- Collar, N. J. & P. D. Goriup, (1983): The ICBP Fuerteventura Houbara Expedition: introduction. — Bustard Studies 1: 1–8.
- Collar, N. J. & S. N. Stuart (1985): Threatened birds of Africa and related Islands. — International Council for Bird Preservation.
- Collins, D. R. (1983): Habitats and vegetation on Fuerteventura. — Bustard Studies 1: 37–44.
- Collins, D. R. (1984): Studies of West Palearctic birds. — 187. Canary Island Stonechat. — British Birds 77: 467–474.
- Criado, J. (1993): ¿Quien Cumple La Ley? — La Garcilla No. 87: 29–33.
- De Juana, A. E. (y el Comité Ibérico de Rarezas de la S.E.O.) (1990): Noticiario Ornitológico. — Ardeola 37 (1): 107–125.
- De Juana, A. E. (1993): Noticiario ornitológico. — Ardeola 40: 87–104.
- Demont, J. (1977): Weißstorch und Kuhreiher als Gäste auf Lanzarote. — Orn. Beob. 34: 197–198.
- Díaz Reyes, G., O. Trujillo Ramírez & E. Hernández Yanez (1986): Situación del Águila Pescadora (*Pandion haliaetus*) en Canarias. — Boletín de la Estación Central de Ecología 15 (No. 29): 67–72 (ICONA).
- Dominguez, F. (1989): The Houbara Bustards in the Canary Islands (Spain): towards a recovery plan. — Bustard Studies 4: 42–51.
- Dorst, J. (1947): Révision systématique du genre *Corvus*. — L'Oiseau et R.F.O. (N.S.) 17: 44–87.
- Eck, S. (1990): Die systematische Stellung von *Lanius excubitor meridionalis* Temminck, 1820. — Zool. Abh. st. Mus. Tierk., Dresden 46: 57–62.
- Emmerson, K., A. Martín, J. J. Bacallado & J. A. Lorenzo (1994): Catálogo y Bibliografía de la Avifauna Canaria. — Publicaciones Científicas del Cabildo de Tenerife Museo de Ciencias Naturales O.A.M.C. Num 4. 86 pp.
- Erard, C. (1958): Sur les zones de reproduction et d'hivernage et les migrations du Goéland railleur *Larus genei* Brème. — Alauda 26: 86–104.
- Etchecopar, R. D. & F. Hue (1960): Evolution recente de l'avifaune des Canaries. — Proc. XIIth Internat. Orn. Congress (Helsinki): 193–196.
- European News (1992): Slender-billed Gull *Larus genei*. — Brit. Birds 85: 452.
- European News (1993): Sooty Tern *Sterna fuscata*. — Brit. Bird 86: 42.
- European News (1993): Blue-winged Teal *Anas discors*. — Brit. Birds 86: 279.
- Gantlett, S. (1994): 1993: The Western Palearctic year. — Birding World 7 (1): 24–37.
- Gantlett, S. (1995): 1994: The Western Palearctic year. — Birding World 8 (1): 22–39.
- Glutz v. Blotzheim, U. N. & K. M. Bauer (1982): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 8, Teil 1. — Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Goriup, P. D. (1983): (Report of the ICBP Fuerteventura Houbara Expedition, 1979). Methods of Survey. — Bustard Studies 1: 31–36.
- Greenway, J. C. (1973): Type specimens of birds in the American Museum of Natural History. Part 1. — Bull. Am. Mus. nat. Hist. 150: 209–345.
- Harrison, P. (1983): Seabirds — an identification guide. — Croom Helm Ltd., Beckenham Kent.
- Hartert, E. (1904): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Band I. H. 2. p. 113–240. — R. Friedländer & Sohn, Berlin.
- Hartert, E. (1914): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Band II. H. 3. p. 1089–1216. — R. Friedländer & Sohn, Berlin.

- Hartert, E. & O. Kleinschmidt (1901): Verzeichniss der Brehmschen Sammlung. I. Die Formen von *Corvus corax*. — Nov. Zool. VIII: 40–48.
- Heinze, J. & N. Krott (1980): Contributo all'Avifauna delle Isole Canarie. — Gli Uccelli d'Italia 5 (3): 113–122.
- Hernandez, E., G. Delgado, J. Carrillo, M. Nogales & V. Quilis (1991): A preliminary census and notes on the distribution of the Barbary Falcon (*Falco pelegrinoides* Temminck, 1829) in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 42: 27–34.
- Hilden, O. & R. Hilden (1995): Berthelot's Pipit *Anthus bertheloti* nesting in early January on Lanzarote. — Ibis 137: 422–423.
- Hinz, C. & E. M. Heiss (1989): The activity patterns of Houbara Bustards: aspects of a field study in the Canary Islands. — Bustard Studies 4: 68–79.
- Hooker, T. (1958): Birds seen on the Eastern Canary Island of Fuerteventura. — Ibis 100: 446–449.
- Johnston, C. S., D. H. Campbell & M. R. Rolwegan (1967): Summer observations on Lanzarote, an eastern island in the Canary Archipelago. — Ibis 109: 276–277.
- Koenig, A. (1931–32): Katalog der Nido-Oologischen Sammlung im Museum Alexander Koenig. Bd.I–IV.
- Kühnberger, E. & H. (1989): Von der Brillengrasmücke bis zum „Haselhuhn“ — Beobachtungen auf Fuerteventura. — Luscinia 46 (3–4): 233–239.
- Lack, P. C. (1983): The Canarian Houbara: Survey Results, 1979. — Bustard Studies 1: 45–56.
- Lewington, I., J. Alström & P. Colston (1991): A Field Guide to the rare birds of Britain and Europe. — Harper Collins Publishers.
- Löhr, H. (1987): Beobachtungen am Kanarenschmätzer (*Saxicola dacotiae*). — Vogelwelt 108 (3): 105–109.
- Lorenzo, J. A. & Keith W. Emmerson (1993): Hubara Canaria. — La Garcilla 88: 22–25.
- Lorenzo, J. A. & J. González (1993): Las Aves de El Médano (Tenerife — Islas Canarias). — Asociación Tinerfena de Amigos de la Naturaleza (A.T.A.N.), Santa Cruz de Tenerife.
- Lovegrove, R. (1971): B.O.U. supported expeditions to northeast Canary Island. — Ibis 113 (2): 269–272.
- Mache, R. (1991): Kanarische Inseln — Fuerteventura und Lanzarote. — R. Mache, Stuttgart, 80 pp.
- Martin, A. (1987): Atlas de las aves nidificantes en la Isla de Tenerife. — Instituto de Estudios Canarios. Monografía XXXII, 275 pp.
- Martin, A., E. Hernandez, M. Nogales, V. Quilis, O. Trujillo & G. Delgado (1990): Libro Rojo de los Vertebrados Terrestres de Canarias. Caja General de Ahorros a Canaria. S/C de Tenerife.
- Meade-Waldo, E. G. (1889): Notes on some birds of the Canary Islands. — Ibis (6th. ser.) 1: 1–13.
- Meinertzhagen, R. (1926): Introduction to a review of the genus *Corvus*. — Nov. Zool. Tring 33: 57–121.
- Niethammer, G. (1953): Der Kolkrabe (*Corvus corax*) von Fuerteventura, ein Beitrag zur Tiergeographie der östlichen Kanaren. — Bonn. zool. Beitr. 4: 73–78.
- Osborne, P. (ed.) (1986): Survey of the birds of Fuerteventura (Canary Islands), with special reference to the status of the Canarian Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata*). — ICBP Study Report No.10.
- Pérez Padrón, F. & J. J. Bacallado (1972): Observaciones ornitológicas en la Isla de Fuerteventura (Islas Canarias). — Viera 2: 52–56.
- Phillips, B. (ed.): (1985): The Fuerteventura Stonechat Project. — I.C.B.P. Study Report 8. 30 pp.
- Piersma, T. (1986): Coastal waders on three Canary Islands in March–April 1986. — Wader Study Group Bulletin 48: 19–20.
- Polatzek, J. (1908): Die Vögel der Canaren. — Orn. Jahrb. 19: 81–119, 161–197.
- Polatzek, J. (1909): Die Vögel der Canaren. — Orn. Jahrb. 20: 1–24, 117–134. Nachträge 202–210.

- Rheinwald, G. & R. Van den Elzen (1984): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig und ihre Typusexemplare. II. Vögel. — In Rheinwald, G. (Hrsg.), Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. — Bonner zool. Monographien 19: 49–150.
- Sassi, M. (1908): Einige Bemerkungen zur Ornithologie der canarischen Inseln. — Orn. Jb. 19: 30–36.
- Shirt, D. (1983): The Avifauna of Fuerteventura and Lanzarote. — Bustard Studies 1: 57–68.
- Smith, Richard G. (1989): Fuerteventura Specials. — Birding World 2: 140–141.
- Thanner, R. v. (1905): Ein Sammelausflug nach Fuerteventura. — Orn. Jahrb. 16: 50–56.
- Thanner, R. v. (1908): Sammelausflug nach La Palma, Hierro und Fuerteventura. — Orn. Jahrb. 19: 198–215.
- Thanner, R. v. (1910): Orn. Notiz Fuerteventura. — Orn. Jahrb. 21: 226–229.
- Thanner, R. v. (1912): Von den Kanaren. — Orn. Jahrb. 23: 221–228.
- Thanner, R. v. (1914): Bemerkungen und Zugdaten aus Fuerteventura und Tenerife 1914. — Orn. Jahrb. 25: 94–96.
- Tschusi, V. v. (1903): Zur Ornithologie der Kanaren. — Orn. Jahrb. 14: 174–176.
- Vaurie, C. (1954): Systematic notes on palearctic birds. No. 11 Sylviinae: the Genus *Sylvia*. — Am. Mus. Novit. 1692: 17.
- Vaurie, C. (1954): Systematic notes on palearctic birds. No. 5. Corvidae. — Am. Mus. Novit. 1668: 1–23.
- Vaurie, C. (1956): Systematic notes on palearctic birds. No. 24 Ploceidae: the Genera *Passer*, *Petronia*, and *Montifringilla*. — Am. Mus. Novit. 1814: 1–27.
- Volsoe, H. (1950): Spring observations on migrant birds in the Canary Islands. — Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 112: 75–117.
- Volsoe, H. (1951): Origin and history of the Canarian Avifauna, Pt. 1. — Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 113: 1–153.

Dr. Herbert Schifter, Naturhistorisches Museum Wien, Erste Zoologische Abteilung, Vogelsammlung, Postfach 417, A-1014 Wien. — Theresia Schifter, Schautagasse 62, A-1100 Wien.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 2	S. 205—215	Bonn, Oktober 1998
--------------------	--------	------	------------	--------------------

Comparative osteology of Malagasy poison frogs of the genus *Mantella* (Amphibia: Ranidae: Mantellinae)

Miguel Vences, Frank Glaw, Patrick Mausfeld & Wolfgang Böhme

Abstract. Osteological features of all 13 valid species of the anuran genus *Mantella*, as well as three unnamed forms, were studied in order to assess intrageneric phylogeny and to find support for the monophyletic status of *Mantella*. Two characters present in all species (lack of maxillary teeth and a reduced zygomatic squamosal process) support the monophyly of the genus. A third character (anterior hyale process forming a complete arch) was found to be individually variable but presumably also constitutes a autapomorphy of *Mantella*. Four characters were found to be variable between but relatively constant within species: sternum shape, nasal and sphenethmoid size, and shape of anterior parasphenoid process. A cladistic analysis of the observed character states resulted in *Mantella laevisgata* and the *M. betsileo* group representing the most basal lineages within the genus. All other species constitute a monophyletic group characterized by a large sphenethmoid and widely separated nasals; from this main lineage a second, monophyletic group splits off. It is characterized by an unforked sternum and contains *M. nigricans*, *M. haraldmeieri*, *M. baroni*, *M. aff. baroni*, *M. cowani* and *M. bernhardi*. This phylogeny is largely in agreement with available data on mating calls and colour pattern.

Key words. Amphibia, Ranidae, Mantellinae, *Mantella*, osteology, phylogeny.

Introduction

Frogs of the genus *Mantella* are among the most prominent Malagasy amphibians. Due to their colourful pattern and their diurnal activity they are often kept in captivity.

Mantella is the type genus of the Mantellinae which is considered to be a subfamily of the Ranidae (Blommers-Schlösser 1993). Phylogenetic relationships of the Mantellinae within the framework of ranoid families and subfamilies have long been controversial. The most recent analysis of Blommers-Schlösser (1993) considered the Mantellinae as sister-group of the Rhacophorinae. No phylogenetic analysis of the position of *Mantella* within the subfamily Mantellinae exists, and intrageneric relationships have not been studied up to now (see Daly et al. 1996).

Mantella species are morphologically very similar to each other, and species diagnoses have mostly been based on colour patterns (Guibé 1964; Busse 1981). Bioacoustic data have only recently been used to discriminate species (e. g. Vences et al. 1994). The osteological diagnosis of *Mantella* as given by Blommers-Schlösser & Blanc (1991) is largely based on Guibé's (1978) study. Unfortunately, Guibé did not mention voucher specimens on which his results were based; he only published drawings of skull, shoulder girdle and hyoid apparatus of one specimen he attributed to *Mantella cowani*, and of the hyoid apparatus of *M. aurantiaca*. Blommers-Schlösser (1993) examined the osteology of *Mantella aurantiaca* in a broader context, but gave no additional data.

In the present study we analysed the osteology of all known species of the genus. Our aim was on (1) to identify characters shared by all species to find support for the monophyly of the genus. (2) we searched for characters which were consistent within but different between species, in order to analyse intrageneric relationships.

Material and methods

Specimens were skinned and their intestines removed as far as possible. A few specimens were partially cleared in KOH and stained for bones only in alizarin red. The remaining specimens were stained for bones and cartilage with alizarin red and alcian blue following the method of Dingerkus & Uhler (1977) with some minor modifications (Plösch 1991; Vences 1996). The flesh of many *Mantella* species was dark grey to blackish and did not clear to transparency; a better clearing was achieved in these cases by a high concentration of H₂O₂ in the first clearing steps.

The study was performed in the framework of a M. Sc. (=Diplom) thesis of the senior author (Vences 1996) which also contains a taxonomic revision of the genus *Mantella*. This revision will be published elsewhere; here we already apply the taxonomic changes which will be proposed in that publication. Differences to the accounts in Glaw & Vences (1994) are the use of the name *M. baroni* for the form previously named *M. madagascariensis* (see also Daly et al. 1996); the use of the name *M. madagascariensis* for the form previously named *M. "loppei"*; and the use of the name *M. nigricans* for specimens from the Marojezy mountains previously considered as *M. madagascariensis*. Specimens from a population with very variable colour patterns from the Andringitra mountains (Pic Ivohibe) are here named *M. aff. baroni*; their status pends further study. This is also true for specimens from Ankarana similar to *M. betsileo* (see Vences et al. 1996) which are here named *Mantella* sp. 1, and specimens similar to *M. aurantiaca* but with a black earspot which are here named *M. sp. 3*.

Studied specimens are deposited in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) and the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN). The following 45 specimens were cleared and stained for osteological studies (* = stained for bones only; specimens without locality were supplied by the pet trade): *M. aurantiaca* (ZFMK 22113, ZFMK 22115*, ZFMK 22119 [juv.]); *M. baroni* (ZFMK 46035, ZFMK 48055* [Marolamba], ZFMK 62718-62721); *M. aff. baroni* (MNHN 1972-773, MNHN 1972-774 [both Col Ivohibe, Marovitsika forest]); *M. bernhardi* (ZFMK 62697-62698); *M. betsileo* (ZFMK 46004* [Nosy Boraha], ZFMK 62685-62687); *M. cowani* (ZFMK 62726); *M. crocea* (ZFMK 52746*, ZFMK 62767-62769); *M. expectata* (ZFMK 62716-62717); *M. haraldmeieri* (ZFMK 52741* [Nahampoana], MNHN 1973-508 [Chaines Anosyennes, Camp IV, Ambana], MNHN 1973-520 [Chaines Anosyennes, Camp IV and IIbis]); *M. laevigata* (ZFMK 52749* [Nosy Mangabe], MNHN 1973-535 [Marojezy, 300 m]); *M. madagascariensis* (ZFMK 14186* [Niagarakely], ZFMK 14188 [Niagarakely], ZFMK 14196 [Niagarakely], ZFMK 62740-62741); *M. nigricans* (MNHN 1973-532, MNHN 1973-552 [both Marojezy, 600 m]); *M. pulchra* (ZFMK 56155*, ZFMK 62742-62744); *M. viridis* (ZFMK 48048*, ZFMK 62708-62709); *M. sp. 1* (ZFMK 61241* [Ankarana]); *M. sp. 3* (ZFMK 62770).

Due to differences in staining intensity and clearing, some characters could not be studied in all individuals. Other characters were only verified in one specimen of each species. Except for dorsal skull elements and shoulder girdle, which were studied in all stained individuals, our data refer to the following specimens (a buccal roof characters, b phalangeal characters, c hyoid characters): ZFMK 14188 (c), 14196 (a, b, c), 22115 (b), 46004 (a, b), 46035 (b), 48055 (c), 52741 (b), 52746 (b), 61241 (b), 62685 (c), 62686 (c), 62687 (a, c), 62697 (a, b), 62698 (a, c), 62708 (a), 62709 (a, b), 62716 (a, b), 62717 (a, c), 62718 (c), 62719 (c), 62720 (c), 62721 (c), 62726 (a, b), 62740 (a, c), 62741 (c), 62744 (a, b), 62767 (c), 62768 (a), 62769 (a, c), 62770 (a, b); MNHN 1972-773 (a, b), 1972-774 (a, b), 1973-508 (a, b), 1973-520 (a, b), 1973-535 (a, b), 1973-532 (a, b, c), 1973-552 (a, b).

A cladistic analysis of the data was performed with Hennig86 software (Farris 1988). A strict consensus tree was constructed from the resulting equally parsimonious trees by using sequentially the commands mhennig*, bb* and nelsen.

Results

Drawings of the dorsal skull elements (mainly frontoparietals, sphenethmoid and nasals), shoulder girdle, and hyoid apparatus of some of the studied specimens are shown in figs. 1, 2 and 3, respectively. The following accounts shortly describe the states of the studied bone elements as observed in *Mantella*.

Intercalary element between terminal and subterminal phalanges of fingers and toes. — Present in all studied specimens and species. Always completely calcified in all fingers and toes.

Terminal phalanges of fingers and toes. — Guibé (1978) defined the terminal phalanges of *Mantella* as T-shaped, but he did not differentiate between T- and Y-shape (Blommers-Schlösser 1993). Generally, phalanges in specimens studied by us were distinctly Y-shaped at all fingers and toes. In some species the terminal bifurcation was less distinct (*M. aurantiaca*, *M. pulchra*). Interestingly, in at least one specimen of *M. laevigata* there was only a slight bifurcation at the terminal finger phalanges; no clear Y-shape was recognizable at toe phalanges, although *M. laevigata* is the *Mantella* species with the largest finger discs.

Omosternum. — This shoulder girdle element is completely ossified and widely forked in all studied *Mantella*. Some minor differences were noted in relative width of the proximal branches, but these were difficult to quantify.

Sternum. — The sternum of *Mantella* is always ossified and distinctly shorter than the omosternum. It was described as forked by Guibé (1978). In fact we observed a proximally forked sternum in most *Mantella*; however, *M. nigricans*, *M. haraldmeieri*, *M. baroni*, *M. aff. baroni*, *M. cowani* and *M. bernhardi* had always a clearly unforked sternum. This character seems generally not to be variable within species. Only in *M. crocea* we found a state in one specimen (unforked in ZFMK 52746) which differed from the state found in all other specimens (forked).

Squamosal. — This skull element has a distinct shape which we observed in all studied *Mantella* specimens, and which was already described by Guibé (1978). The anterior (zygomatic) process is very short, often only a reduced knob, whereas the posterior (otic) process is relatively long.

Frontoparietals. — These are the largest dorsal skull elements. They are more or less rectangular. The anterior edge of the complex of both frontoparietals is of a rounded, convex shape. In all sufficiently cleared and stained specimens it could be recognized that the two frontoparietals were medially separated from each other along their whole length.

Sphenethmoid. — Described by Guibé (1978) as “grand, envahissant la capsule olfactive”. We observed, however, a significant variation in size and shape of this element. In most species it is dorsally a relatively large undivided element which fills the gap between frontoparietals and nasals, largely overlapping with the former and slightly overlapping with the latter. Ventrally the sphenethmoid appears as a single large element that extends on the largest part of the buccal roof and distinctly overlaps with the anterior parasphenoid process.

In several species (especially *M. haraldmeieri*, *M. baroni*, *M. aff. baroni* and *M. cowani*) the sphenethmoid is generally larger; dorsally it extends to the front up to about half the dorsal extension of nasals; ventrally it is continued as lateral downwards directed arches.

In other species the sphenethmoid is reduced to different degrees. In *M. bernhardi* it dorsally does not get in contact with nasals (this, however, is mainly caused by the reduced nasal size); ventrally it still is one single element, but anteriorly it abruptly terminates along a straight line. In *M. betsileo*, *M. sp. 1* and *M. laevigata* it is dorsally relatively small, mostly

not overlapping with nasals, but ventrally it is reduced, either U-shaped along the parasphenoid process or a divided structure with two parts, respectively left and right of the parasphenoid. In *M. viridis* and *M. expectata* it is even more reduced, and occurs as small, divided structure both dorsally and ventrally.

Nasals. — We observed a significant variation in nasal size which is best quantified by the extension of the gap between both nasals. This gap is generally at least 30 % of the dorsally recognizable nasal width in most species (slightly less in *M. baroni*). In *M. bernhardi* and *M. madagascariensis* it is much larger, accounting for about 80 % in one *M. madagascariensis* (ZFMK 14188) and for more than 100 % in *M. bernhardi*. In *M. laevigata*, *M. expectata*, *M. viridis*, *M. sp. 1* and most *M. betsileo* the nasals are much closer to each other, nearly getting into contact in one *M. viridis* (ZFMK 62709).

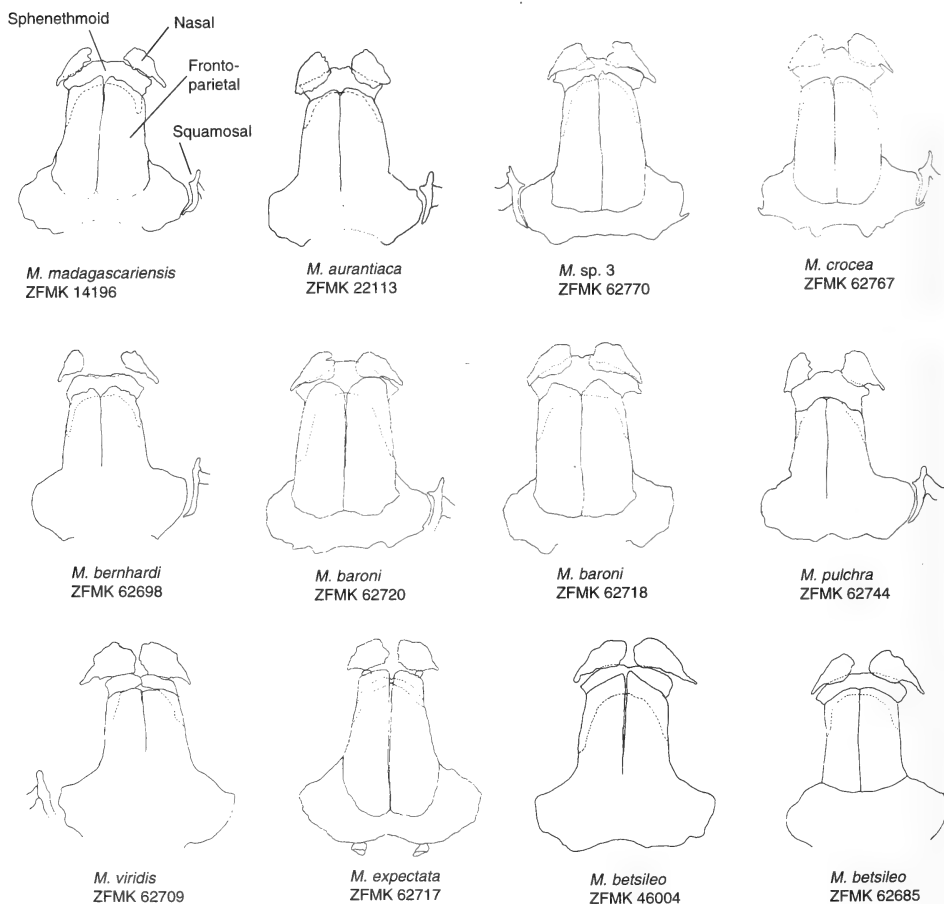


Fig. 1: Dorsal skull elements in several studied *Mantella* specimens. The drawings mainly focus on the different relative extension of nasals and sphenethmoid. Due to different degree of staining and clearing, posterior borders of frontoparietals and posterior skull elements were not recognizable in all specimens. Dashed line marks overlap of elements, stippled line marks parts which are not clearly recognizable. Drawings not to scale.

Maxilla. — In the specimens studied for buccal roof characters neither maxillary nor pre-maxillary teeth were observed. Guibé (1978) stated that there is no palatinal apophysis of the maxilla. In fact this dorsally directed process was very reduced in all studied specimens, but we generally observed rudiments.

Vomers. — The vomers were relatively small, thin, rectangular to ovoid plates. No vomerine teeth were present. Generally there were two short spine-like processes. There was a certain variation in vomer shape, some individuals having three to five processes (ZFMK 62770, 62726, MNHN 1972–774), and one specimen having remnants of a second element connected to the main vomerine element (MNHN 1973–552). However, these differences were also found intraspecifically, and we thus consider them as individual variation.

Palatines. — Described by Guibé (1978) as “assez reduites”. In all specimens examined by us the palatines appeared to be larger than in Guibé’s respective drawing. A certain variation in palatine size was observed, but it was difficult to quantify. However, in all species the palatines are relatively small; they neither reach the maxillae nor the parasphenoid.

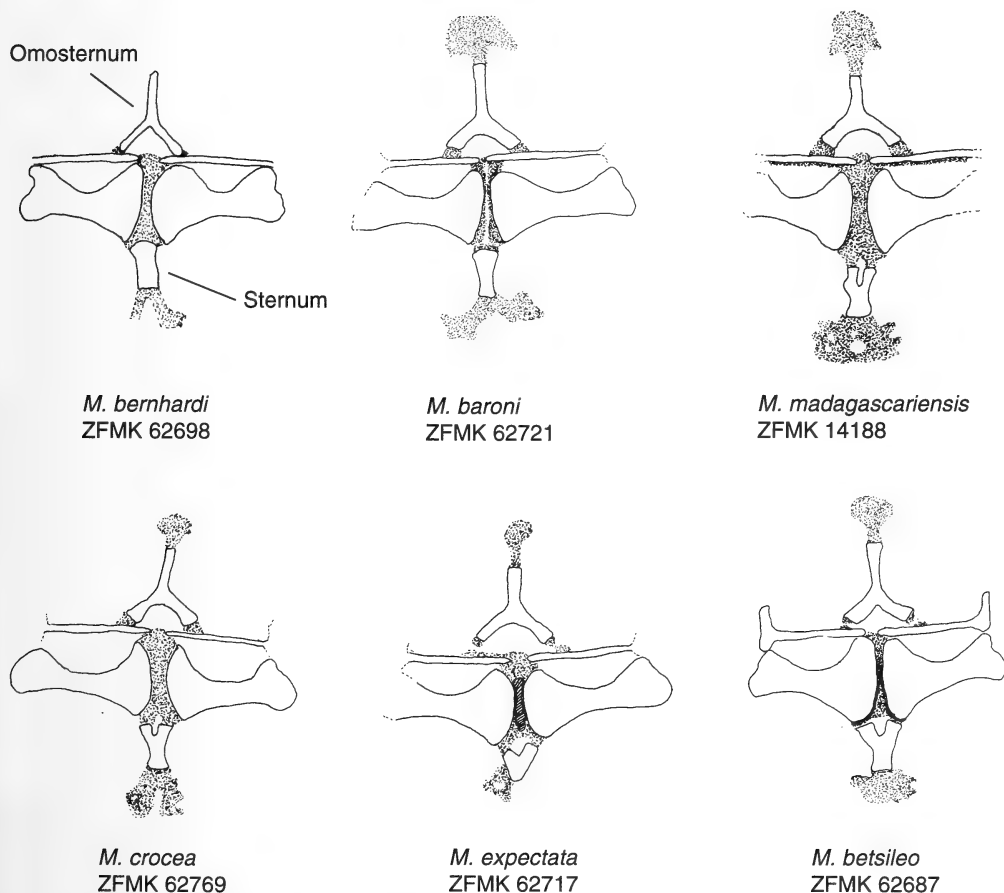


Fig. 2: Shoulder girdles in several studied *Mantella* specimens (ventral view). Note differences in sternum shape (forked/unforked). Cartilage elements stippled. Drawings not to scale.

Parasphenoid. — In most specimens only the anterior end of this element was examined. In most specimens the anterior edge had roughly a concave shape with a median notch (or several, irregular notches). This shape was poorly recognizable in *M. bernhardi* and some *M. madagascariensis* and *M. pulchra* (ZFMK 62740, 62744), and only slightly outlined in *M. viridis*. *M. haraldmeieri* and one *M. betsileo* (ZFMK 62687) had a straight end without notch. In both studied *M. expectata* it was not concave but convex, in ZFMK 62717 even rather sharply pointed.

Hyoid apparatus. — Due to different quality of alcian blue staining definitive statements on hyoid shape is not possible for all studied species. Structure of all visible hyoids is generally in accordance with the drawings of Guibé (1978) (relatively small anterolateral and a smaller

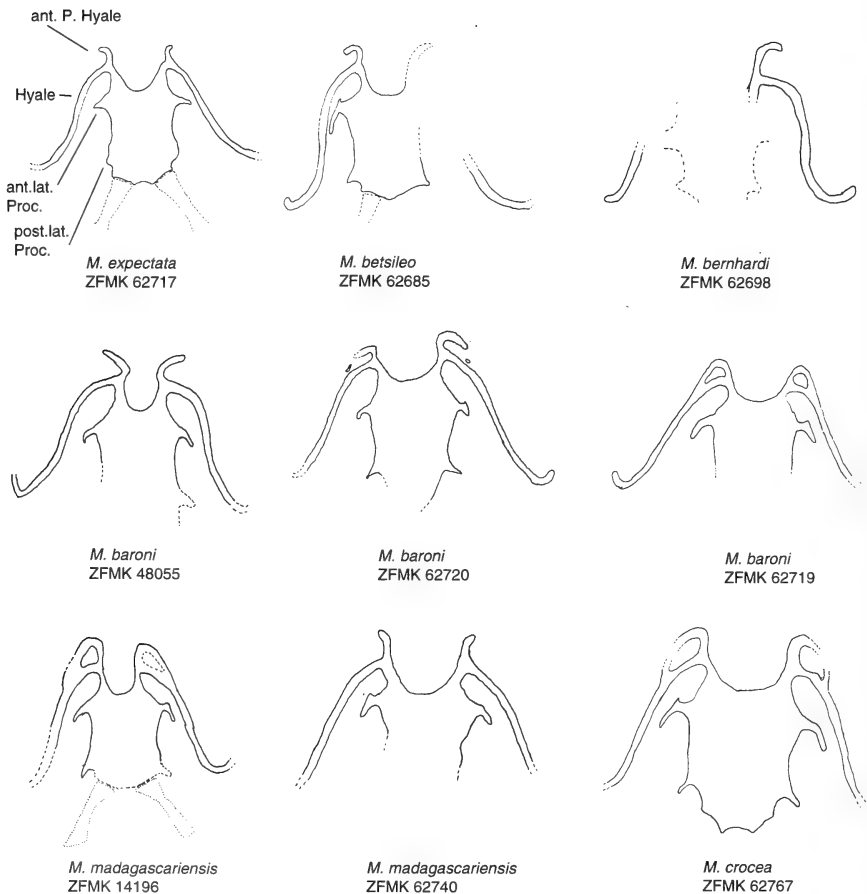


Fig. 3: Hyoid elements in several studied *Mantella* specimens (ventral view). Within two species (*M. madagascariensis* and *M. baroni*) both extreme hyale configurations (anterior process forming/not forming complete arch) were found. Abbreviations: ant. P. Hyale = anterior process of hyale; ant. lat. Proc. = anterolateral process; post. lat. Proc. = postero-lateral process. Stippled line marks parts which are not clearly recognizable. Drawings not to scale.

posterolateral process; slight hyoglossal sinus). However, we observed differences regarding the shape of the anterior process (anterior horn) of the hyale. In several specimens it was entire, forming a complete arch (see Drewes 1984: Character 11, state 0); in other specimens the lateral process of the anterior horn was absent (Drewes 1984: Character 11, state 2), with other specimens showing intermediate states. A complete arch was found in *M. aurantiaca* (see Guibé 1978), *M. baroni*, *M. nigricans*, *M. madagascariensis*, and *M. crocea*. Absence of the lateral process was noted in *M. expectata*, *M. betsileo*, *M. bernhardi*, *M. baroni*, and *M. madagascariensis*. Thus in at least two species (*M. baroni*, *M. madagascariensis*) the two extreme character states are known (see fig. 3). This variability does not seem to be correlated with sex. In females we found both entire horns (*M. nigricans*, MNHN 1973–532) and absent lateral processes (*M. madagascariensis*, ZFMK 62740; *M. bernhardi*, ZFMK 62698). In one probable male (*M. betsileo*, ZFMK 62685) the lateral process was absent.

Discussion

Monophyly of *Mantella*

Mantella are classified in the ranid subfamily Mantellinae together with the heterogeneous and large genus *Mantidactylus* which currently contains 59 species grouped in 12 subgenera according to Glaw & Vences (1994). The osteology of several *Mantidactylus* has been studied by Guibé (1978) and Blommers-Schlösser (1993). These authors used their data to describe the osteology of the genus in a generalized way. Detailed data for many species can be found only in Guibé's drawings. Additionally, we have own data regarding two species, *Mantidactylus luteus* and *M. blommersae*.

As far as known there are three osteological characters that can be used to distinguish *Mantella* from *Mantidactylus*: (1) All *Mantella* lack maxillary and premaxillary teeth which are present in *Mantidactylus*. (2) The squamosal of *Mantella* has a reduced zygomatic process; this structure is of variable relative length in *Mantidactylus*, but never as reduced as in *Mantella*. (3) *Mantella* have an anterior hyale process that forms a complete arch. Although this character seems to be individually variable, it is present in most examined *Mantella* but was never observed in *Mantidactylus*. According to Blommers-Schlösser (1993) the sister group of the Mantellinae is the Rhacophorinae. Using the Malagasy rhacophorine genus *Boophis* as outgroup, in all three above mentioned characters the states found in *Mantella* must be considered as derived and would thus support the monophyly of the genus. The large osteological homogeneity found in *Mantella* further corroborates that the genus is a monophyletic unit.

The use of *Boophis* as outgroup, however, must be seen with some caution. The placement of Rhacophorinae and Mantellinae as sister groups is based on only few characters (intercalary element, shape of terminal phalanges) which may not be as significant as previously thought (Glaw et al. 1998). An additional problem is that at least two of the synapomorphies of *Mantella* (squamosal shape and loss of teeth) may not be independent from each other but parts of a character complex related to microphagous specialization (Vences 1996). Despite these qualifications we conclude that all available data support the monophyly of *Mantella*. Even if the identified characters are not independent from each other they are still strong phylogenetic arguments.

Intrageneric relationships

Based on the results presented herein we consider four characters as suited for an intrageneric phylogenetic analysis. Variation in these characters is consistent within

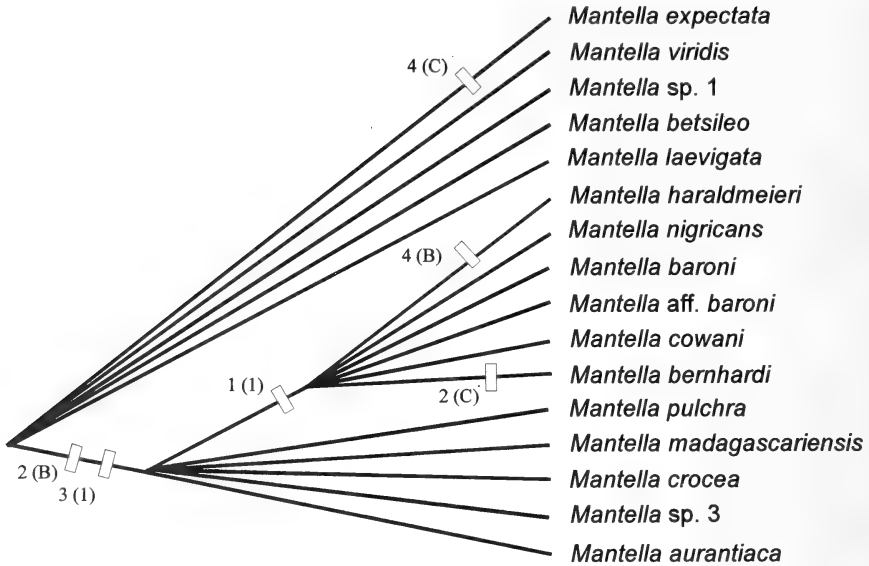


Fig. 4: Phylogeny of the genus *Mantella* as suggested by characters presented in table 1. Species in which different states were found were entered as follows in the analysis: *M. crocea*, character 1, state 0 (state 1 only found in one of four specimens). *M. betsileo*, character 2, state A (state B found in two of four specimens). *M. betsileo*, character 2, state A (state B found only in one specimen). Character 2 was entered as ordered transformation in the analysis, character 4 as unordered transformation. Length of the shown tree is 5 steps, consistency index and retention index is 100.

Table 1: Osteological character states in studied species of the genus *Mantella*. Explanation of characters and states is given in the discussion. Characters coded in arabic numbers were polarized by the outgroup method; 0 represents the plesiomorphic state. Characters coded in capital letters were not coded due to insufficient or contradictory outgroup data.

Species	Character 1	Character 2	Character 3	Character 4
<i>M. laevigata</i>	0	A	0	A
<i>M. betsileo</i>	0	A/B	0	A/B
<i>M. sp. 1</i>	0	A	0	?
<i>M. viridis</i>	0	A	0	A
<i>M. expectata</i>	0	A	0	C
<i>M. nigricans</i>	1	B	1	A
<i>M. haraldmeiri</i>	1	B	1	B
<i>M. baroni</i>	1	B	1	A
<i>M. aff. baroni</i>	1	B	1	A
<i>M. cowani</i>	1	B	1	A
<i>M. bernhardi</i>	1	C	1	A
<i>M. madagascariensis</i>	0	B	1	A
<i>M. pulchra</i>	0	B	1	A
<i>M. aurantiaca</i>	0	B	1	A
<i>M. sp. 3</i>	0	B	1	A
<i>M. crocea</i>	0/1	B	1	A

and variable between species. For polarization of states of these four characters we use *Mantidactylus* species of the subgenera *Guibemantis*, *Blommersia*, and *Pandanu-sicola* which show several similarities to *Mantella* (Blommers-Schlösser & Blanc 1993); they may represent basal clades within *Mantidactylus* which have retained character states of the mantelline ancestor (Blommers-Schlösser & Blanc 1991). Data on osteology of these *Mantidactylus* are based on Guibé (1978), Blommers-Schlösser & Blanc (1991) regarding configuration of shoulder girdles of some species, and own data on *M. blommersae*.

Sternum shape (character 1). Most studied outgroup representatives have a forked sternum (*Mantidactylus pulcher*, *M. depressiceps*, *M. bertini*, *M. blommersae*). Only data on *M. wittei* are contradictory (forked according to Guibé 1978, unforked according to Blommers-Schlösser & Blanc 1991). States are therefore 0 (sternum forked), 1 (sternum unforked), transformation 0—>1.

Nasal size (character 2). Within the outgroup there are both widely separated (*Mantidactylus blommersae*) and narrowly separated nasals (*M. pulcher*). A polarization of this character is therefore difficult. We divide states as follows: A (nasals narrowly separated, gap between them generally less than 30 % of dorsally recognizable nasal width), B (nasals widely separated, generally 30 %—80 % of nasal width), C (nasals extremely separated and very small, gap more than 100 % of nasal width).

Sphenethmoid size (character 3). *Mantidactylus pulcher* has dorsally a relatively small sphenethmoid; in *M. blommersae* it is reduced and divided. Ventrally it is rather reduced in *M. blommersae* (no data for *M. pulcher*). A large sphenethmoid can therefore be regarded as derived. We distinguish the following two states: 0 (sphenethmoid dorsally small, generally not overlapping with nasals; ventrally reduced, either divided, U-shaped), 1 (sphenethmoid dorsally and ventrally a single large element; dorsally generally overlapping with nasals, ventrally overlapping with parasphenoid), transformation 0—>1.

Parasphenoid shape (character 4). There are no reliable outgroup data, and we consider this state difficult to polarize. We distinguish three states: A (anterior process of parasphenoid generally concave with median notch; this shape sometimes only very faintly recognizable), B (anterior process ending straight, truncate), C (anterior process ending convex, pointed).

The distribution of character states in the studied *Mantella* species is shown in tab. 1, whereas fig. 4 shows the result of a cladistic analysis of the data. Following the osteological cladogram, the most basal species are *M. laevigata* and the species of the *M. betsileo* group as defined by Vences et al. (1996). These species share a call generally consisting of double click notes and the lack of red or orange ventral colour on hindlegs (also absent in *M. nigricans*). A monophyletic group is defined by sternum shape (character 1, state 1); all species of this group are also characterized by the exclusive feature of a call generally composed of single click notes (except *M. bernhardi*, which has a unique, quite divergent call; no data are disponible for *M. aff. baroni*). As a conclusion, osteology contributes an important data set to an integrative analysis of *Mantella* phylogeny as we will publish it in a forthcoming paper.

Acknowledgements

We are grateful to Alain Dubois and Annemarie Ohler (Paris) who allowed us to clear and stain specimens of the MNHN-collection. Klaus Busse gave first advice regarding staining techniques.

Zusammenfassung

Wir untersuchten osteologische Merkmale aller validen Arten der Anurengattung *Mantella*, sowie dreier unbeschriebener Formen, um Hinweise auf die intragenerische Phylogenie zu erhalten und Argumente für einen monophyletischen Status der Gattung zu erhalten. Zwei bei allen Arten nachgewiesene Merkmale, Abwesenheit von Maxillarzähnen und Reduktion des zygomatischen Fortsatzes des Squamosum, begründen die Monophylie von *Mantella*. Ein drittes Merkmal, der Ringschluß des anterioren Fortsatzes des Hyale, war individuell variabel, dürfte aber dennoch eine Synapomorphie aller *Mantella*-Arten darstellen. Vier Merkmale waren innerhalb der Arten relativ konstant, aber zwischen den Arten variabel: Die Form des Sternum, die Ausdehnung von Nasalia und Sphenethmoid sowie die Form des anterioren Fortsatzes des Parasphenoids. Eine phylogenetische Analyse der gefundenen Merkmalszustände zeigt, daß *Mantella laevigata* und die *M. betsileo* Gruppe die basalsten Stammlinien innerhalb der Gattung darstellen. Alle übrigen Arten sind durch ein großes Sphenethmoid und relativ kleine Nasalia als monophyletische Gruppe definiert; von dieser Hauptlinie zweigt eine weitere monophyletische Gruppe ab, die durch ein ungegabeltes Sternum definiert ist und die Arten *M. nigricans*, *M. haraldmeieri*, *M. baroni*, *M. aff. baroni*, *M. cowani* und *M. bernhardi* enthält. Diese phylogenetische Hypothese stimmt weitgehend mit der Gruppierung überein, die von bioakustischen und Färbungsmerkmalen nahegelegt wird.

References

- Blommers-Schlösser, R. M. A. (1993): Systematic relationships of the Mantellinae Laurent 1946 (Anura Ranoidea). — *Ethol. Ecol. & Evol.* 5: 199–218.
- Blommers-Schlösser, R. M. A. & C. P. Blanc (1991): Amphibiens (première partie). — *Faune de Madagascar* 75 (1): 1–379.
- Blommers-Schlösser, R. M. A. & C. P. Blanc (1993): Amphibiens (deuxième partie). — *Faune de Madagascar* 75 (2): 385–530.
- Busse, K. (1981): Revision der Farbmuster-Variabilität in der madagassischen Gattung *Mantella* (Salientia: Ranidae). — *Amphibia-Reptilia* 2: 23–42.
- Daly, J. W., N. R. Andriamaharavo, M. Andriantsiferana & C. W. Myers (1996): Madagascar poison frogs (*Mantella*) and their skin alkaloids. — *Am. Mus. Novit.* 3177: 1–34.
- Dingerkus, G. & L. D. Uhler (1977): Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. — *Stain Technol.* 52: 229–232.
- Drewes, R. C. (1984): A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. — *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* 139: 1–70.
- Farris, J. S. (1988): Hennig86 reference, version 1.5.
- Glaw, F. & M. Vences (1994): A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. 2nd edition, including mammals and freshwater fish. — Vences & Glaw Verlag, Köln, 480 pp. + 48 colour plates.
- Glaw, F., M. Vences & W. Böhm (1998): Systematic revision of the genus *Aglyptodactylus* Boulenger, 1919 (Amphibia: Ranidae), and analysis of its phylogenetic relationships to other Madagascan ranid genera (*Tomopterna*, *Boophis*, *Mantidactylus*, and *Mantella*). — *J. Zool. Syst. Evol. Research* 36: 17–37.
- Guibé, J. (1964): Revision des espèces du genre *Mantella* (Amphibia, Ranidae). — *Senckenberg. biol.* 45: 259–264.
- Guibé, J. (1978): Les Batraciens de Madagascar. — *Bonner zool. Monogr.* 11: 1–140.
- Plösch, T. (1991): Die Alizarin-/Alcianblau-Färbung nach Dingerkus & Uhler. — *DATZ* 44: 252–254.

- Vences, M. (1996): Untersuchungen zur Phylogenie der Anurengattung *Mantella*, unter Integration morphologischer und biochemischer Merkmale. Unpublished MSc thesis, University of Bonn, 236 pp.
- Vences, M., F. Glaw, A. Peyrieras, W. Böhme & K. Busse (1994): Der *Mantella-madagascariensis*-Komplex: Wiederentdeckung von *Mantella cowani* und Beschreibung von *Mantella bernhardi* n. sp. — Aquar. Terrar. Z. 47 (6): 390–393.
- Vences, M., J. Köhler, K. Schmidt & F. Glaw (1996): *Mantella betsileo*: Haltung, Nachzucht und Farbvarianten. — Aquar. Terrar. Z. 49 (9): 579–582.

Miguel Vences, Patrick Mausfeld, Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn; Frank Glaw, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstraße 21, 81247 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 2	S. 217—223	Bonn, Oktober 1998
--------------------	--------	------	------------	--------------------

Buchbesprechungen

Westheide, W. & R. Rieger (1996): *Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere*. 1167 Abbildungen und 5 Tabellen. G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York. ISBN 3-437-20515-3.

Das vorliegende Buch kann als Nachfolger des Systematikbandes „WURMBACHsches Lehrbuch der Zoologie“ nach Rolf Siewing von 1985 betrachtet werden. Dieser Band nun gibt eine zusammenfassende Darstellung anatomischer, histologischer, mikroanatomischer und cytologischer Merkmale, also eine Strukturanalyse auf verschiedensten Größenebenen als Teilgebiete der Morphologie. Hierbei stehen morphologische Details als Pendant zur Sequenzanalyse von RNA und DNA, welche erst gemeinsam einen befriedigenden phylogenetischen Stammbaum erstellen lassen. Das Konzept des o. g. „WURMBACHschen Lehrbuch der Zoologie“ wird insofern übernommen als auch in diesem Werk einzelne Kapitel von kompetenten, vorwiegend deutschsprachigen Spezialisten geschrieben wurden. Beteiligt sind insgesamt 25 Autoren, von denen 11 bereits am „WURMBACHschen Lehrbuch der Zoologie“ mitwirkten. So ergeben sich zum einen eine Inhomogenität innerhalb des Buches, aber gleichzeitig auch individuelle Eigenheiten als Besonderes der einzelnen Kapitel, wodurch dem Buch ein besonderer Stil verliehen wird.

Unverhältnismäßig stark werden im vorliegenden Werk die kleineren Tiergruppen bzgl. Seiten- und Abbildungszahl berücksichtigt, da diese zum Verständnis der Systematik ebenso bedeutend sind wie große, artenreiche Taxa, von welchen es aber bereits zahlreiche Informationsquellen sowohl wissenschaftlicher als auch populärer Art gibt.

Die formale Darstellung einer systematischen Gliederung erfolgt unter Weglassung der klassischen Kategorien einer Linnéschen hierarchischen Ordnung und entspricht somit der phylogenetischen Systematik. Der Großgliederung liegen erkennbare organisatorische und funktionelle Stufen der Evolution zugrunde: 1. Einzellige Eukaryota; 2. Metazoa; innerhalb dieser 3. Parazoa-Diploblastische Organisation (Coelenterata)-Triploblastische Organisation (Bilateria). Letztere werden in Spiralia- Nematelminthes- Tentaculata-Deuterostomia unterteilt. Innerhalb dieser Großgruppen werden Subtaxa, also die traditionellen „Stämme,“ mit charakteristischen und eigenständigen Bauplänen beschrieben, wobei eine numerische Kennzeichnung zur Aufgliederung erfolgt. Bei erforderlicher weiterer Untergliederung der größeren Taxa geschieht dies durch unterschiedliche Schrifttypen und Positionen der Taxa-Überschriften, so daß eine Übersichtlichkeit der systematischen Gliederung nach konsequent phylogenetischen Prinzipien gewährleistet ist.

Zum weiteren Verständnis der (vermuteten) phylogenetischen Beziehungen dienen graphische Stammbäume mit den wichtigsten Apomorphien. Die einzelnen Taxa werden jeweils bzgl. Bau, Fortpflanzung & Entwicklung sowie Systematik abgehandelt, bevor eine weitere Untergliederung erfolgt, innerhalb derer z. T. eine entsprechende Beschreibung erfolgt.

Um dem Bereich der wissenschaftlichen Zoologie und seinen „Spezies“ gerecht zu werden, werden am Ende der Taxa-Besprechung exemplarisch einzelne, v. a. heimische Arten erwähnt und charakterisiert.

Das Konzept der Phylogenie der Einzeller ist ein völlig neues infolge neuer morphologischer und molekularer Daten. Die Eukaryota werden als Gesamtheit dargestellt, d. h. eine Unterteilung in pflanzliche und tierische Einzeller wird aufgegeben. Dieses Konzept erhebt nicht den Anspruch ewiger und einziger Gültigkeit.

Noch bestehende kontroverse Diskussionen verschiedener Verwandtschaftshypothesen stellt dieses Werk eingehend dar und legt großen Wert auf die Tatsache, daß die phylogenetische Forschung in vielen Bereichen des Systems als offen gelten kann, d. h. es bestehen z. T. mehrere begründbare Hypothesen hinsichtlich bestimmter Verwandtschaftsbeziehungen. Mindestens zwei alternative Stammbäume werden daher in entsprechenden Fällen dargestellt und diskutiert. Das Buch möchte also keinesfalls apodiktisch und diskussionslos nur eine Hypothese zulassen, hat aber dennoch bestimmte eigene Vorstellungen zu phylogenetischen Fragestellungen. Es möchte die Lebendigkeit und Forschungsbedürftigkeit von Morphologie und Systematik hervorheben, sie nicht als abgeschlossene Disziplinen der Zoologie betrachten. Auf dieses Anliegen weist bereits der Einband hin, welcher ein kürzlich entdecktes *Symbion pandora* zeigt, für welches, da nicht in bestehende Taxa einzuordnen, die „Cycliophora“ innerhalb der acoelomaten Bilateria errichtet wurden. Ein Beispiel für die Offenheit des Systems.

Trotz der (mäßigen) Veränderungen im traditionellen System ist das Buch für Studenten als Übergang von anderen Lehrbüchern der Zoologie zu verstehen. So werden nicht alle als Paraphyla erkannten Gruppierungen eliminiert und v. a. dort — in besonderer Kennzeichnung — beibehalten, wo bisher keine eindeutige Auflösung stattgefunden hat. Gleiches gilt für traditionelle polyphyletische Gruppierungen innerhalb der einzelnen Eukaryota.

Das Buch soll nicht reines Lernkompendium, sondern ebenso Nachschlagewerk sein. Vielzahlige Photos und Zeichnungen geben neben klassischen Bauplan-Schemata und traditionellen Habitusbildern neuere Ergebnisse elektronenmikroskopischer Methoden in Form entsprechender REM- und TEM-Ultrastrukturbilder wieder.

Insgesamt zeugt das Buch von einer sehr an den neuesten Ergebnissen phylogenetischer Systematik orientierten Darstellung, wobei v. a. der kontroversen Diskussion einzelner Gesichtspunkte und damit dem Anspruch, nicht apodiktisch erscheinen zu wollen, Rechnung getragen wird. Im Gegensatz zu den traditionellen Lehrbüchern der Speziellen Zoologie erhebt dieses Werk nicht den Anspruch, unwiderlegbar und unumstößlich zu sein, sondern möchte Stoff für lebendige Diskussion auf der Basis fester wissenschaftlicher Belege und hinreichend begründeter Hypothesen liefern, um die Forschungsbedürftigkeit der Disziplinen Morphologie und Systematik innerhalb der Zoologie wieder ins Interesse der Studenten und gereifter Zoologen zu rufen.

E.-M. Levermann

Tischler, W. (1992): *Ein Zeitbild vom Werden der Ökologie*. 185 S. G. Fischer, Stuttgart, Jena. ISBN 3-437-30695-2.

In seiner Autobiographie macht Professor Dr. Wolfgang Tischler die enge Verknüpfung seines wissenschaftlichen Lebenswerkes mit seinem von der Familie stark geprägten Lebenslauf deutlich. Zu Beginn seiner Aufzeichnungen wird der Leser in die Familien-Idylle und damit in die engen Verstrickungen bzgl. verschiedener Familienmitglieder eingeweiht. Es werden für die Entwicklung des Autors bedeutende Verwandte vorgestellt, so z. B. ein Onkel, mit welchem W. Tischler in jungen Jahren naturwissenschaftliche Ausflüge nahe des Familiengutes in Ostpreußen unternahm.

Trotz seiner Ausbildung auf einem humanistischen Gymnasium entschied sich W. Tischler zum Studium der Zoologie, Botanik, Chemie und Physik in Kiel, von wo aus er seine erste Exkursion nach Amrum und Sylt unternahm und somit erste Erfahrungen in der Meeresökologie sammelte. Anschaulich beschreibt er den, im Gegensatz zur heutigen Situation, engen Kontakt der nur 2000 bis 3000 Studenten an der Universität zu den Professoren. Im Anschluß an die Studienjahre in Kiel folgte ein Aufenthalt an der Cornell-Universität in den USA, wo er seinen Schwerpunkt auf die Entomologie und Zoologie legte. Hier bekam er den Anstoß zu seiner späteren wissenschaftlichen Richtung.

Zurück in Kiel, wurde er von so bedeutenden Lehrern wie W. Freiherr von Buddenbrock-Hersdorf, seinem Vater G. Tischler, K. Hoffmann, A. Remane, Fr. Eggers und J. Reibisch geformt. Infolge der Kieler Tradition und Atmosphäre, welche geprägt war von Pionieren der Ökologie wie K. H. Möbius, K. Brandt, V. Hensen, A. Thienemann, A. Remane, W. v. Buddenbrock und Fr. Eggers, bot sich hier eine gute Basis zur Wissenschaft der Ökologie für W. Tischler.

Während seiner Ferienaufenthalte in der Schweiz oder seiner Studienaufenthalte auf Helgoland sind es immer wieder sehr persönliche Briefe, welche die enge Beziehung in der Familie verdeutlichen und gleichzeitig einen regen wissenschaftlichen Austausch beinhalten.

Nach seiner Promotion über „das Formensehen bei Insekten“ bei v. Buddenbrock ist er 3 Jahre Assistent in Kitzeberg bei Kiel, wo er sich der „Biologie und Bekämpfung der Getreide-Schildwanzen“ widmete, welche ihn noch viele Jahre beschäftigen sollte. In der harten Schule von H. Blunck macht W. Tischler schließlich 1937 noch zusätzlich das Staatsexamen. Am Zoologischen Institut in Kiel erhält er eine Assistentenstelle als „Ökologe“ bei A. Remane und untersucht die „Lebensgemeinschaft der Wallhecken“.

Nach dieser eher ungetrübten, idyllischen Lebensphase folgen die Kriegsjahre, von denen auch W. Tischler nicht verschont bleibt. Als Soldat und Gefreiter wird er jedoch nicht müde, sich immer wieder biologischen Assoziationen hinzugeben, so daß er auf einem Feldzug dem Getreide auf dem Feld mehr Beachtung schenkt als der Situation selbst und die Trennung von seinem Pferd als sehr schmerzhaft empfindet. Im Urlaub 1941 habilitiert er sich. Weitere Kriegserfahrungen sammelt er in der kroatischen Gebirgsbrigade, um schließlich als „Heeresbiologe“ Malaria-Prophylaxe und Flecktyphus-Bekämpfung zu betreiben, wobei er selbst ebenfalls an letzterem erkrankt. In diesem Zusammenhang erwähnt der Autor auch die Kriegsschicksale verschiedener anderer Biologen.

Nach all der Zerstörung bedarf es einiger Improvisationen in Kiel, um einigermaßen den Lehrbetrieb aufrechtzuerhalten. Eindrucksvoll beschreibt der Autor den studentischen Hunger nach Wissenschaft. Durch Tausch-Transaktionen wird der Zugang zur Literatur geleistet, so zu solch bedeutender Literatur wie der „Tierwelt der Nord- und Ostsee“ von A. Remane.

1947 wird W. Tischler zum außerplanmäßigen Professor ernannt, um 1950 eine Dozentenstelle als Humanparasitologe zu erhalten. Er nimmt nun wieder internationale Kontakte auf, so z. B. mit S. Tuxen in Kopenhagen, durch welchen es dem Autor ermöglicht wird, in Schweden Literaturrecherchen für sein Buch „Synökologie der Landtiere“ zu betreiben.

W. Tischler hat immer nach seinem eigenen Prinzip der Freilandökologie gelebt: „... man lernt bald, daß man sich biologische Beobachtung nicht erläßt, ... Ein paar Gläser, eine gute Lupe und ein Kescher sind alles, was man braucht...“. Die Improvisationsfähigkeit und beständige Zuwendung zur Ökologie im Laufe seines sehr abwechslungsreichen Lebens lassen dieses Prinzip sehr klar hervortreten.

In den anschließenden Gedanken des Autors zum Umweltschutz und zu den künftigen Aufgaben der Ökologie werden die Tragkraft seiner Arbeit bis in die heutige Zeit zum Ausdruck gebracht und der Buchtitel in seiner vollen Bedeutung unterstrichen. E.-M. Levermann

Chvala, M. (1994): *The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark*. III: Genus *Empis*. Fauna entomologica scandinavica Volume 29. 192 S., 310 Abb., 2 Verbreitungstabellen; zustzlich 1 Karte. Brill, Leiden, New York & Koln.

Dies ist der dritte Teil der Bearbeitung der ehemaligen „Empididen“, einer paraphyletischen Gruppierung des herkommlichen Systems, die im zweiten Teil (1983) folgerichtig in vier Familien aufgeteilt wurde, und der erste fur die Empididae im neuen, engeren Sinn. Er behandelt die Gattung *Empis* s. lat. Vorausgegangen waren die Bearbeitungen der Tachydromiinae (1975) und der restlichen Hybotidae (Ocydromiinae, Hybotinae), der Microphoridae und

Atelestidae (Empidoidea II, 1983); alle drei Bände stammen vom gleichen Verfasser. Die Reihe versteht sich als Bestimmungswerk für Skandinavien im weitesten Sinn, das die Länder Dänemark, Norwegen, Schweden, Finnland und auch den russischen Teil von Karelien und Lappland umfaßt. Im vorliegenden Band werden alle im Gebiet nachgewiesenen Arten behandelt (38) und alle, die aus den Niederlanden oder Großbritannien bekannt sind, ferner drei aus Mitteleuropa, die nicht in Skandinavien zu erwarten sind, aber dortigen Arten ähneln. Im ganzen sind es 68 Arten in 11 Untergattungen.

Einführende Kapitel über die Bestimmungsmerkmale (Adult morphology), Phylogenie und Klassifikation sind kurz gehalten, weil auf eine ausführliche Darstellung im Band Empidoidea II verwiesen werden kann. Das herkömmliche System der Empidini liegt der Bearbeitung zugrunde; es ist praktisch, spiegelt aber die Phylogenese nicht richtig wider. Das gilt, wie überzeugend begründet wird, für die Zweiteilung der Tribus in die „Gattungen“ *Empis* und *Rhamphomyia* — *Empis* ist paraphyletisch, *Rhamphomyia* polyphyletisch — ebenso wie für die Einteilung von *Empis* in Untergattungen: diese geht auf Bezzi (1909) zurück, bezieht sich nur auf die Paläarktis und läßt sich schon im Mittelmeerraum nicht mehr auf alle Arten anwenden. Wie der Autor zu Recht betont, kann ein phylogenetisches System nur im Rahmen einer weltweiten Revision erarbeitet werden. In einem Kapitel zur Zoogeographie werden für die skandinavische Fauna sieben Verbreitungsmuster unterschieden, denen die einzelnen Arten in einer informativen Tabelle zugeordnet werden.

Der spezielle Teil beginnt mit Bestimmungsschlüsseln für die Unterfamilien der Empididae sensu Chvála, die beiden Tribus und drei Gattungen der Empidinae und die Untergattungen von *Empis*, gefolgt von einer Liste der behandelten Arten. Die Untergattungen werden einzeln abgehandelt, mit allgemeinen Angaben über Merkmale, systematische Stellung und Einteilung, Verbreitung und Lebensweise, einem Schlüssel zur Bestimmung der Arten und einer ausführlichen Beschreibung jeder Art. Die Illustrationen sind vorbildlich: gute Detailzeichnungen erleichtern das Verständnis der Bestimmungsmerkmale, das männliche Postabdomen und der herauspräparierte Aedeagus sind für fast jede Art abgebildet, und A. Veltman hat zu jeder Untergattung eine schöne Habituszeichnung beigegeben.

Diese gründliche Bearbeitung einer Dipterengruppe im Rahmen einer bewährten Buchreihe wird dazu beitragen, die Bestimmung der nord- und auch der mitteleuropäischen *Empis*-Arten leichter und sicherer zu machen und ihre Verbreitung zu verstehen. Hat schon Collin (1961) mit den „Empididae“ in der Reihe „British Flies“ Maßstäbe gesetzt, werden diese im vorliegenden Band noch übertroffen. Die Grundlage bilden eingehende Untersuchungen des Verfassers an umfangreichem Sammlungsmaterial aus Skandinavien und anderen Ländern Europas. M. Chvála ist einer der besten Kenner der Familien, die früher als Empididae zusammengefaßt wurden, und sein Name bürgt für Seriosität. So kann dieser Band vorbehaltlos empfohlen werden. Die Empidinae, deren Typusgattung hier behandelt wird, haben auch außerhalb der Dipterologie Beachtung gefunden auf Grund ihres artspezifischen Paarungsverhaltens mit Schwarmbildung und einer Hochzeitgabe des Männchens.

H. Ulrich, Bonn

Müller, H. J. (1992): *Dormanz bei Arthropoden*. 289 S., Verlag Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, New York (ISBN 3-334-60415-2).

Daß gerade wechselwarme Tiere Perioden ungünstiger Lebensbedingungen überstehen, indem sie ihre Umweltbeziehungen zeitweise reduzieren (und dann z. B. „schlafen“), ist durchaus in weiten Kreisen innerhalb wie außerhalb der Wissenschaft bekannt. Wenige Eingeweihte aber wissen, wie vielfältig die Strategien sind, mit denen Gliedertiere solche unwirtlichen Phasen meistern.

Das vorliegende Buch stellt in erster Linie eine Übersicht über die unglaubliche Breite der Dormanzformen dar. Der Autor legt großen Wert auf saubere Definitionen und Abgrenzun-

gen. Das liest sich streckenweise eher trocken als amüsant. Es erfordert schon ein gesteigertes Interesse, sich durch Abschnitte wie den über „quieszetäre photoperiodische Oligopausen“ (im Unterschied zu „diapausären photoperiodischen Oligopausen“) zu arbeiten. Nichtsdestoweniger sind die Unterscheidungen sinnvoll und nachvollziehbar, die auf den 36 Seiten über „Dormanzformen“ vorgenommen werden. Im Kapitel „Allgemeine Aspekte der Dormanz“ werden auf 20 Seiten vor allem Regelungsmöglichkeiten erörtert, abiotische ebenso wie biotische. Das 11 Seiten lange Kapitel über „Physiologie der Dormanz“ behandelt energetische und hormonelle Aspekte sowie Verhaltensunterschiede zwischen Individuen einer Population. An den restlichen vier Kapiteln fällt die Längenverteilung auf: die „Morphologischen Auswirkungen der Dormanz“ nehmen 14 Seiten ein, die „Genetische(n) Grundlagen der Dormanzerscheinungen“ 16 Seiten, „Dormanz als ökologisches Phänomen“ nur 13, und „die Evolution der Dormanz“ gar nur zwei.

Dies zeigt, daß die Stärke dieses Buches gewiß nicht die Einordnung des Untersuchungsgegenstandes in einen übergeordneten Rahmen ist, zumal gerade evolutionsbiologische Formulierungen erstaunlich häufig einen finalistischen Unterton aufweisen (z. B. S. 57 „Das ökologische Ziel der Dormanzmechanismen“, im Kapitel selbst wird dann von „ökophysiologische Funktion“ gesprochen).

Die enormen Stärken des Buchs werden sofort augenfällig, wenn die noch verbleibenden Teile inspiziert werden: 57 Seiten Tabellen und 79 Seiten Literatur. Eine umfassendere Kompilation von Daten und Publikationen auf dem Gebiet der Dormanzforschung wird es derzeit schwerlich geben. Dazu kommt, daß der Titel zwar das Thema auf „Dormanz bei Arthropoden“ begrenzt, die Beispiele im Laufteit jedoch weit über diesen taxonomischen Rahmen hinausgehen. Schnecken (z. B. *Helix pomatia*) werden ebenso erwähnt wie Fische, Vögel und Säugetiere. Selbst der Braunbär fehlt nicht.

Das Buch wird weniger diejenigen befriedigen, die eine abschließende Behandlung des Gegenstands erwarten, als vielmehr die, die Information als Ausgangspunkt weiterer Überlegungen oder Forschungen suchen. Für diese Interessierten ist das vorliegende Werk eine unschätzbare Fundgrube.

M. Schmitt, Bonn

Lamprecht, J. (1992): *Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation*. 8 Abb., 23 Darstellungen. Verlag Paul Parey, Hamburg & Berlin. ISBN 3-489-53734-3.

Das Buch behandelt den gesamten Verlauf einer Forschungsarbeit vom Entwickeln einer konkreten Fragestellung über die statistische Auswertung der Daten bis zum Darstellen der Ergebnisse in Graphik und Text in Form einer wissenschaftlichen Arbeit, eines Manuskripts, als Fachvortrag oder Poster-Präsentation.

Die Kapitel 1–3 geben eine Übersicht zum Themenschwerpunkt Daten, Hypothesen und statistische Tests. Hier werden verschiedene Testverfahren zur Auswertung der erhobenen Daten theoretisch erklärt und v. a. ihre Anwendbarkeit je nach Datenlage kritisch betrachtet. Die in Kapitel 11 aufgeführten sog. „Kästen“ veranschaulichen in Wort und Bild die hier zitierten Statistiken und dienen im Verlauf des Hauptteils als ständiger Begleiter. Damit wird eine intensive Auseinandersetzung mit den verschiedenen statistischen Testverfahren im Zusammenhang mit unterschiedlichen Fragestellungen gewährleistet. Im Anhang des Buches sind entsprechende Tabellen mit Signifikanzgrenzen und p-Werten aufgeführt.

Dieser „Statistik-Teil“ ist so gegliedert, daß der Leser von den Tests mit einzelnen Variablen und Stichproben zu den sehr komplexen Testverfahren mit mehreren Variablen und Stichproben geführt wird, welche in gewisser Weise aufeinander aufbauen, d. h. ein Grundverständnis im ersten Teil vermittelt wird, so daß der Zugang zu den weiteren Tests gegeben ist.

Der folgende Teil befaßt sich mit der „Frage-Findung“ sowie der Versuchsplanung. Zur letzteren gibt der Autor einige Übungsaufgaben.

Schließlich wird ein Leitfaden zum Verfassen einer wissenschaftlichen Arbeit, eines Manuskripts für eine wissenschaftliche Zeitung, eines Vortrages und einer Poster-Präsentation dargestellt.

Der Autor legt großen Wert auf eine kritische Auseinandersetzung sowohl mit der anfänglichen Auswahl der Statistik nach bestimmten zu berücksichtigenden Voraussetzungen als auch mit den Ergebnissen. Er verweist immer wieder auf die Unzulänglichkeit der Testverfahren in bestimmten Fällen und wägt entsprechende Tests gegeneinander ab, um bei Bedarf bzw. in legitimen Fällen auf andere Testverfahren hinzuweisen, die evtl. genauer und/oder sinnvoller sind.

Mit der Wahl der Beispielfälle aus dem naturwissenschaftlich-soziologischen Bereich richtet sich das Buch als Leitfaden vor allem an Studierende, Doktoranden und Diplomanden, die am Anfang ihrer Forschungsarbeit stehen, sowie an Schüler der Kollegstufe als Ratgeber bei natur- oder sozialwissenschaftlichen Facharbeiten.

Obwohl eine wissenschaftliche Arbeit immer mit einer Fragestellung beginnen sollte, was auch vom Autor betont wird, ist das erste Kapitel den Daten und ihrer Statistik gewidmet, und erst im 4. Kapitel tritt die „Frage nach der Frage“ auf. Der Autor hat diese eher unkonventionelle Reihenfolge gewählt, da er sich bewußt ist über die Schwierigkeit, die Daten in sinnvoller Weise zu erfassen, um sie hinterher einer Statistik unterziehen zu können; aus ihm spricht die Erfahrung als Zoologe und Verhaltensforscher. Zwar gibt er eine Empfehlung für die Reihenfolge der verschiedenen Kapitel und ihrer Bearbeitung, läßt aber eine individuelle Reihenfolge zu, welche das Buch in meinen Augen ohne weiteres erlaubt. Ein sehr weiser Entschluß wäre es sicher, auch im Sinne des Autors, zuerst das erste Kapitel und die tabellarische Übersicht der statistischen Verfahren zu studieren, bevor man sich in individueller Reihenfolge den restlichen Kapiteln widmet.

Da ich selbst z. Zt. vor der Problematik des Verfassens einer naturwissenschaftlichen Arbeit in Form einer Diplomarbeit stehe, kann ich die besprochenen Problemstellungen gut nachvollziehen und betrachte das vorgestellte Buch als einen hilfreichen Leitfaden zum Verständnis v. a. der statistischen Verfahren, aber auch als Hilfe zur formalen Gliederung der Arbeit als Text. Die Auseinandersetzung mit der Frage-Findung sollte wohl eher schon vor Beginn der Daten-Erhebung erfolgen.

E.-M. Levermann

Hentschel, E. J. & H. Wagner (1996): *Zoologisches Wörterbuch*. 6. überarb. und erweit. Auflage. 675 S. G. Fischer, Jena. ISBN 3-334-60960-X. UTB-ISBN 3-8252-0367-0.

Das vorliegende „Zoologische Wörterbuch“ richtet sich v. a. an Studierende der Biologie, Ökologie, Landwirtschaft, Veterinär- und Humanmedizin sowie Biologielehrer, Hobby-Zoologen und Tierfreunde. Dem Umfang seiner Zielgruppe entsprechend erhält der Leser zunächst eine umfassende Einführung in die Terminologie und Nomenklatur der Zoologie. Diese beinhaltet eine Einteilung der Zoologie in ihre Disziplinen, eine Abhandlung der zoologischen Fachsprache bzgl. ihrer Herkunft und Entwicklung inklusive historischer Aspekte, eine Lautlehre bzw. philologische Grundlagen der Terminologie, Grundlagen und Prinzipien der Taxonomischen Nomenklatur sowie eine Übersicht der wichtigsten Symbole und Abkürzungen.

Im umfangreichen Hauptteil des Buches werden die häufigsten Tiernamen, einschlägige Fachwörter aus Tierzucht, Parasitologie und Phytomedizin aufgeführt und eine kurzgefaßte Erläuterung gegeben. Die Auswahl der Termini sowie ihre Erklärungen haben nicht den Anspruch einer Vollständigkeit und hohen Ausführlichkeit, da sie sich über nahezu alle Disziplinen der Zoologie erstrecken und somit eine Beschränkung auf das Notwendigste erfordern. Die bei Bedarf hinzuziehbare detailliertere Literatur kann der Leser der umfangreichen Literaturliste am Ende des Buches entnehmen. Bei der Erläuterung der Termini wird, entsprechend der vorangestellten Einführung in die Terminologie und Nomenklatur der Zoologie, zunächst auf das Wort und seinen philologischen Ursprung verwiesen, um dann gegebenenfalls einen

Querverweis zu Gegenwörtern und Begriffsfamilien zu geben. Somit wird dem Leser bei intensiver und häufiger Benutzung, trotz alphabetischer Ordnung der Termini, die Möglichkeit gegeben, einen Zusammenhang zwischen einzelnen, sich ergänzenden Begriffen und Namen zu erkennen.

Große Bedeutung kommt in diesem Wörterbuch der Historie der zoologischen Termini zu. So wird nicht nur in der Einführung bereits eine Großeinteilung des Tierreichs aus historischer Sicht dargestellt, sondern außerdem im Anhang ein alphabetisches Verzeichnis von etwa 1400 Autoren, deren Namen für die zoologische Taxonomie bedeutend sind, angefügt. Die Auflistung stellt neben dem (anerkannten) Vor- und Zunamen das taxonomische Arbeitsgebiet sowie eine kurze biographische Charakterisierung des jeweiligen Autors dar. Ein Überblick über das System des Tierreichs und eine Darstellung des Erstauftretens von Tiergruppen in der Erdgeschichte runden diesen historischen Anspruch des Buches ab. Somit wird dem Benutzer des Wörterbuches nicht nur ein Überblick über die zoologische Fachsprache in inhaltlicher, sondern auch in philologischer und historischer Form geboten. Durch die Voranstellung einer taxonomischen Einführung wird dem Leser der Umgang mit der Wissenschaftssprache der Zoologie als Einstieg erleichtert, wohingegen der historische Überblick die Bedeutung der Zoologie innerhalb der Zeitgeschichte verdeutlicht. Insgesamt ein in sich geschlossenes Nachschlagewerk in handlicher, übersichtlicher Form.

E.-M. Levermann

Lundberg, U. (1995): *Kurzgefaßter Wortschatz der Allgemeinen Zoologie*. 70 S. G. Fischer, Jena, Stuttgart. ISBN 3-334-61019.

Das von Ulrich Lundberg vorgelegte „Büchlein“ richtet sich in seiner sehr kurzgefaßten Form in erster Linie an Lehramtsstudenten im ersten Semester als Einstieg in die Fachterminologie sowie an Prüfungskandidaten und Absolventen, denen es als Repetitorium dienen soll. Es basiert auf den beiden Hauptbestandteilen „Wortstämme zoologischer Fachbegriffe“ und „Kleiner Wortschatz der Allgemeinen Zoologie“. Eine weitere Untergliederung dieser Hauptbestandteile erfolgt in vier Typen: Bestandteile bzw. Wortstämme zoologischer Fachbegriffe sowie die eigentlichen Fachbegriffe und ausgewählte Tiergruppennamen. Für den Leser erkennbar wird diese Untergliederung durch die Wahl von entsprechend vier unterschiedlichen Druck- bzw. Schrifttypen innerhalb der fortlaufenden alphabetischen Auflistung.

Neben den zehn wichtigsten Tierstämmen mit ihren charakteristischen morphologischen und Entwicklungsmerkmalen werden Organsysteme (Atmung, Kreislauf, Verdauung, Exkretion und Reproduktion) vergleichend behandelt und Termini aus Fortpflanzung und Entwicklung aufgeführt. Zu allen Begriffen werden eine Art „Übersetzung“, d. h. ein deutsches Synonym und/oder eine ganz präzise, kurze Erklärung gegeben. Querverweise lassen Gegenwörter oder Begriffsfamilien erkennen.

In dieser Form eignet sich das Büchlein als eine Art „Vokabelheft“ zum Erlernen der Fachsprache der Zoologie, welche vom Autor als „Ausweis der Bildung“ bezeichnet wird. Ulrich Lundberg richtet sich damit speziell an Lehramtsstudenten, deren Fächerkombinationen sehr vielfältig sind. Ihnen soll ein Einstieg in die Allgemeine Zoologie, gemäß der Lehre an Universitäten, erleichtert werden. Bei der Anzahl ihrer Studienfächer, die sicher oft zu Ungunsten der Studienumfänge geht, ist eine solche Darstellung der Allgemeinen Zoologie bzw. ihrer Terminologie eine praktische Hilfe zur Bewältigung der Stoffmenge in ganz komprimierter, gezielter Form.

Zum Verständnis der allgemeinen Zusammenhänge im Konkreten sowie der zoologischen Systematik insgesamt bedarf es aber nach wie vor fachspezifischer Literatur in umfassenderer Form. Hier mag die Auflistung der Begriffe im vorliegenden Büchlein sicher eine gute Auswahl der nachzuschlagenden Themengebiete darstellen. Entsprechende weiterführende Literatur ist dem Literaturverzeichnis auf der letzten Seite des Büchleins zu entnehmen.

E.-M. Levermann

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. — *Bonner zoologische Beiträge* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. — Manuscripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. — Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 53113 Bonn, West Germany.

Review. — Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. — Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beiträge* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirements of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s) address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyke, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). — *Ent. monthly Mag.* 95: 139–143.

Dyke, C. E. (1975): Familiy Dolichopodidae. — In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II. 212–258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. — *Bonn. zool. Beitr.* 34: 273–277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. — Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. — Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

INHALT

<i>Eptesicus bottae</i> (Mammalia, Chiroptera) auf Rhodos O. v. Helversen	113
Systematics of African <i>Nycteris</i> (Mammalia: Chiroptera) Part III. The <i>Nycteris thebaica</i> group V. Van Cakenberghe & F. De Vree	123
Morphological affinities of <i>Proechimys yonenagae</i> Rocha, 1995 (Rodentia: Echimyidae): Evidence from bacular and cranial characters L. M. Pessôa, F. J. Von Zuben & S. F. Dos Reis	167
Brut- und Zugvogelbeobachtungen auf Fuerteventura, 1992—1994 H. Schifter & T. Schifter	179
Comparative osteology of Malagasy poison frogs of the genus <i>Mantella</i> (Amphibia: Ranidae: Mantellinae) M. Vences, F. Glaw, P. Mausfeld & W. Böhme	205
Buchbesprechungen	217

VL
372.6
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE



Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Band 48, Heft 3–4, 1998/99

ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,— DM je Band einschließlich Versandkosten. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 225–230	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Notes on *Mastomys pernanus* (Kershaw, 1921)

E. Van der Straeten

Abstract. A complete list of all known specimens of *Mastomys pernanus*, a distribution map and measurements are presented. On the basis of external and skull characters *pernanus* is a *Mastomys*. Also from a principle component analysis, using skull measurements, *pernanus* has apparently most affinities with the genus *Mastomys*.

Key words. Mammalia, Muridae, *Mastomys*, East Africa.

Introduction

In 1921 Kershaw described *Rattus pernanus* from two male specimens collected in Kenya. At that time Kershaw wrote: "The indications are that it will prove to belong to the subgenus *Mastomys*, since it has little in common with the other African subgenera of *Rattus*. In general appearance it is like a dwarf *R. (Mastomys) coucha*, ...".

Allen (1939) considered these as *Myomys*, while Ellerman (1941) placed this species under *Rattus* subgenus *Mastomys*, *coucha* group and section *pernanus*.

In 1964 Misonne & Verschuren reported about seven more specimens collected in different localities in Serengeti (Tanzania). These authors were not sure about the generic identity of *pernanus* and propose to leave it in the genus *Mastomys*.

Rosevear (1969) tried to separate *Myomys* and *Mastomys* on skull characters and decided that *pernanus* seemed to be a *Mastomys*. In Honacki et al. (1982) *pernanus* is placed in the genus *Praomys*, subgenus *Mastomys* with a remark of D. Schlitter that it probably should be placed in the subgenus *Myomys*. Robbins & Van der Straeten (1989) thought that it may be a *Myomys* but were not sure. Musser and Carleton (1992) stated that it is a *Mastomys*.

During my studies in different museums I have seen and studied some more specimens of *Mastomys pernanus*. Here I give the measurements of all known specimens, a distribution map and a principle component analysis comparing *Mastomys pernanus* with the *Praomys*, *Mastomys*, *Myomys*, *Myomyscus* and *Hylo-myscus* holotypes.

Material and Methods

Specimens of the following museums were studied: American Museum of Natural History, New York (AMNH), Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CI), Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel (KBIN), Koninklijk Museum voor Midden Africa, Tervuren (KMMA) and the The Natural History Museum, London (NHM).

The following specimens were studied:

Kenya: Amala river (NHM male 21.9.6.15 holotype [mandible missing], 21.9.6.14 paratype; Masai Sand River (AMNH male 114439 young adult).

Tanzania: Banagi (KBIN male 15591); Dakawa (KMMA male M96036–4687); Kuka nord (KBIN male 15590); Kyasirori (KBIN male 15593); Rusumo falls, 5 km east (CI male 41936); Seronera (KBIN female 15592 juvenile); Tabora south (KBIN male 15545 juvenile, male 15589).

Table 1: Measurements of adult specimens in mm; number of specimens, mean, range and standard deviation. The external measurements are those shown on the museum labels.

Code	Variable	holotype	all adult specimens
HB	head and body length	76,0	7; 78,6 (73,0–88,0) 6,3
HL	length of tail	65,0	6; 66,8 (60,0–78,0) 6,2
HL+N	length of hind foot + nail	15,0	7; 16,1 (15,0–18,4) 1,2
EL	length of ear	14,0	7; 14,9 (14,0–16,0) 0,7
GRLE	greatest length of skull	23,15	3; 24,08 (23,15–25,10) 0,98
PRCO	prosthion-condylion (condylobasal length)	21,05	3; 21,77 (21,05–22,60) 0,78
HEBA	henselion-basion (basilar length)	17,40	3; 18,17 (17,40–18,95) 0,77
HEPA	henselion-palation (palatilar length)	10,00	6; 10,58 (10,00–10,90) 0,38
PAF	length of palatal foramina	4,85	6; 5,38 (4,85–5,80) 0,31
DIA 1	length of diastema	5,50	6; 6,15 (5,50–6,65) 0,40
DIA 2	distance between the anterior border of the alveolus of M ¹ and the edge of upper incisor	6,15	6; 6,85 (6,15–7,35) 0,40
INT	interorbital breadth	3,75	6; 3,67 (3,50–3,75) 0,09
ZYG	zygomatic breadth on the zygomatic process of the squamosal	11,80	3; 12,13 (11,80–12,45) 0,32
PAL	palate breadth between M ¹ s	2,10	6; 2,34 (2,10–2,60) 0,20
UPTE	length of upper cheekteeth	3,90	6; 4,02 (3,75–4,35) 0,21
UPDE	breadth of upper dental arch (breadth across M ¹ s)	—	5; 4,98 (4,75–5,35) 0,24
M ¹	breadth of first upper molar (crown breadth)	1,15	7; 1,21 (1,15–1,30) 0,05
ZYPL	breadth of zygomatic plate	2,80	7; 2,84 (2,65–3,05) 0,14
BNAS	greatest breadth of nasals	2,60	6; 2,66 (2,60–2,80) 0,08
LNAS	greatest length of nasals	8,60	6; 9,52 (8,60–10,20) 0,58
LOTE	length of lower cheekteeth	—	6; 3,63 (3,50–3,70) 0,08
CHOA	breadth of choanae (mesopterygoid fossa)	0,60	6; 0,41 (0,30–0,60) 0,11
BUL	length of auditory bulla	4,30	5; 4,37 (4,20–4,50) 0,13
BRCA	braincase breadth	10,15	3; 10,70 (10,15–11,45) 0,67
DIN	depth of incisors	1,40	7; 1,44 (1,30–1,50) 0,07
ROH	rostrum height at anterior border of M ¹	5,40	6; 5,89 (5,40–6,50) 0,41
ROB	rostrum breadth at anterior border of zygomatic plate	4,15	6; 4,47 (4,15–4,90) 0,26
PCPA	distance between the extreme points of coronoid process and angular process	—	5; 7,26 (6,90–7,60) 0,26

All specimens with dry skin and skull with the exception of NHM 21.9.6.14 (skin only).

Measurement definition and descriptions follow Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977) and Van der Straeten & Dieterlen (1987). External body measurements were recorded from the specimen labels.

Description

External characters: The soft pelage has all characters mentioned by Rosevear (1969) as typical *Mastomys*. Kershaw (1921) gives a comprehensive and exact description of the skin. The hairs of the belly are grey with white tips giving the belly its greyish aspect. In most of the specimens the belly is slightly washed with buff and some specimens have a small completely white speck on the chest. There is a very prominent spot of white hairs behind the ears. Due to preparation, these characters are not so clear in the specimens of the KBIN. The hairs in the middle of the thickly clothed tail are 1,5 mm long. The mammary formula is not known, as the only female specimen is a juvenile.

The specimen from Dakawa has some aberrant characters. It lacks an ochraceous stripe between the flanks and the underparts and has a 18,4 mm long foot, whereas the average footlength of the other adult specimens is 15,75 mm (15,00–17,00), $n=6$.

Measurements: see table 1.

Skull: The anterior palatal foramina reach from just between the molars up to the beginning of the middle root of M^1 and the palatine bone from the junction of M^1 and M^2 to the middle of M^2 , both as in typical *Mastomys*. The interorbital region also has the typical *Mastomys* structure.

The mesopterygoid fossa is very narrow on the posterior margin of the palatine, becoming relatively wide towards the end; as a result this fossa has a triangular aspect (fig. 1a).

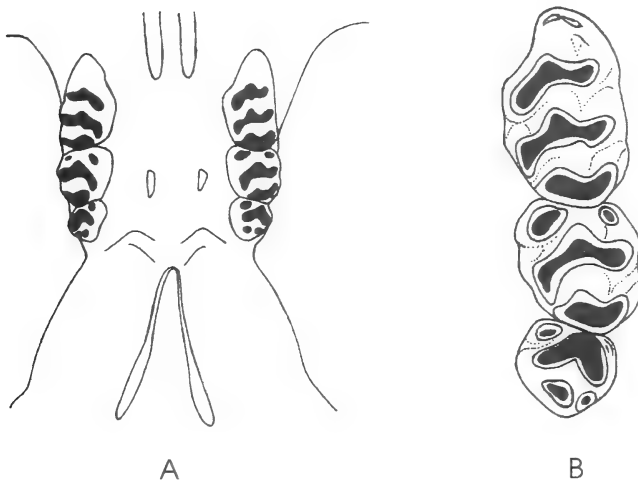


Fig. 1: *Mastomys pernanus* KMMA M96036–4687; A: mesopterygoid fossa; B: left upper molar row.

Comparing the different holotypes of *Mastomys*, a great variation in curvature of the front edge of the zygomatic plate is observed. In *M. pernanus* it is straight and almost vertical. Each of the upper molars is 3-rooted. M^1 : in the first lamina the t1 is shifted to the rear, also a typical *Mastomys* character; the front edge of t2 carries a supplementary cusp, mostly even a ridge; t3 is somewhat smaller than t1 and t9 is clearly present; t7 is lacking and replaced by a faint ridge.

In M^2 the t9 is prominent and the t3 is small to very small (absent in one specimen); also here the t7 is a faint ridge.

Only in two specimens there is a very small t3 in M^3 . This M^3 has the third lamina with 2 cusps.

Distribution

All known specimens were collected in the north of Tanzania and the south of Kenya (see fig. 2). One exception is the specimen from Dakawa, a locality about 550 km more to the south (not on the map). Misonne & Verschuren (1964) mentioned the presence of *M. pernanus* in owl pellets from Rwanda (Parc de l'Akagera) and a skull from Campi Ya Mawe in Tanzania. This material could not be recovered in the KBIN (per. com. G. Lenglet).

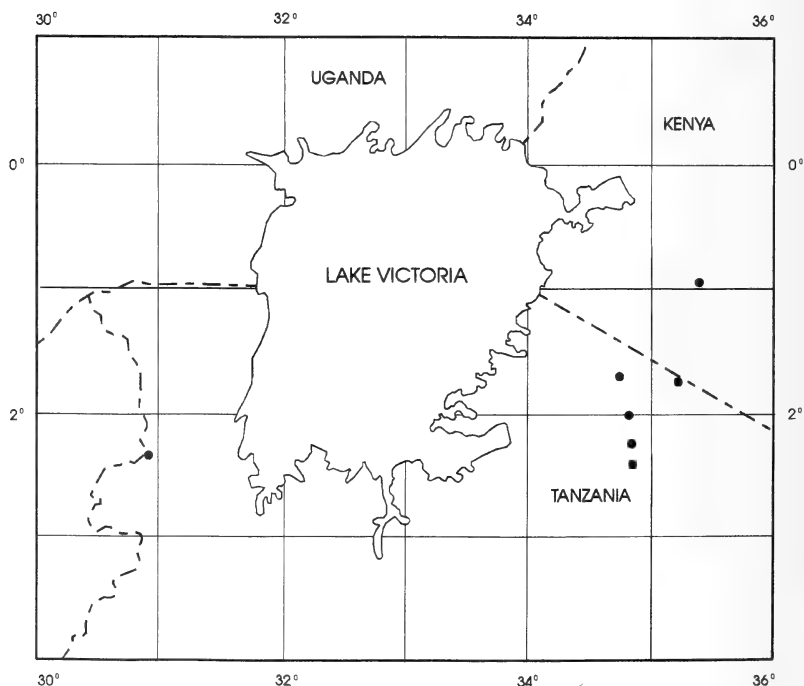


Fig. 2: Distribution map of *Mastomys pernanus* (see text).

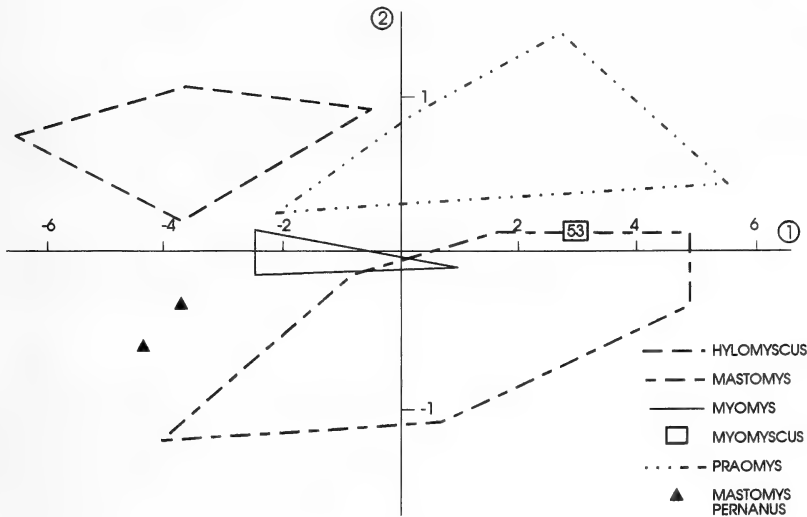


Fig. 3: Principle component analysis with 59 type specimens and two *Mastomys pernanus* using 18 skull measurements; factor 1 (X axis) and 2 (Y axis).

Principle Component Analysis

To evaluate the possible relationship of *Mastomys pernanus* with *Mastomys*, *Myomys*, *Myomyscus*, *Praomys* and *Hylomyscus* the appropriate specimens were put on the graphical presentation of the principle component analysis with all holotypes of these genera as published by Van der Straeten & Robbins (1997). Only two specimens (CI 7610 and KMMA M96036–4687) could be used as most of the skulls are more or less damaged. Figure 3 gives the results with 18 measurements for the component factors one and two. It is clear that biometrically both specimens show strongest resemblance with the *Mastomys* holotypes and comport as a dwarf *Mastomys*. On the graph showing the component factors two and three (not figured) both specimens fall within the *Mastomys* holotypes.

On morphological and biometrical characters *Mastomys pernanus* shows most similarity with the specimens of the genus *Mastomys*, as already suggested by Kershaw (1921). However, to define the precise status, additional analyses as DNA sequences will be very useful (Granjon et al. 1997).

Gazetteer

Amala (or Mara) river rising at Sotik (Kenya) and entering Lake Victoria Nyanza (Tanzania) at 1°30'S–34°E (K)00°58'S 35°24'E;
 Banagi (T) 02°15'S 34°49'E;
 Dakawa (T) 07°27'S 37°44'E;
 Kuka nord (T) 01°42'S 35°15'E;
 Kyasirori (T) 02°00'S 34°50'E;
 Masai, Sand River (K) not located;

Rusumo falls (5 km east) (T) 02°22'S 30°51'E;

Seronera (T) 02°20'S 34°49'E;

Tabora south (T) 01°43'S 34°46'E;

K = Kenya; T = Tanzania.

Kershaw (1921) did not mention the exact locality of the holotype but the description as given in this gazetteer. Following Misonne & Verschuren (1964), Amala is the name for the upper course of the Mara river situated at 00°58'S and 35°24'E.

Acknowledgments

I sincerely thank Dr. G. Lenglet (KBIN) for tracing part of the missing material, Dr. G. Musser (AMNH) for the loan of a specimen, Dr. D. Schlitter (CM) for drawing my attention to the specimen in the CM and P. Jenkins (NHM) for help during my stay in the NHM.

Zusammenfassung

Es werden eine vollständige Liste aller bekannten Exemplare von *Mastomys pernanus*, eine Verbreitungskarte sowie Meßergebnisse vorgestellt. Hinsichtlich äußerer und Schädelmerkmale ist *pernanus* der Gattung *Mastomys* zuzuordnen. Auch eine Hauptkomponentenanalyse von Schädelmaßen weist darauf hin, daß *pernanus* die meisten Affinitäten zur Gattung *Mastomys* besitzt.

References

- Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 1–763.
- Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. — Trustees of the British Museum, London.
- Granjon, L., J. M. Duplantier, J. Catalan & J. Britton-Davidian (1997): Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia: Muridae). A review. — Belg. J. Zool. 127: 7–18.
- Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. — The Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas.
- Kershaw, P. S. (1921): On some new small mammals from East Africa. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 8: 563–569.
- Musser, G. G. & M. D. Carleton (1992): Pp. 501–755 in Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 2nd ed. D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds. — Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Misonne, X. & J. Verschuren (1964): Notes sur *Rattus pernanus* Kershaw, 1921. — Mammalia 28: 654–658.
- Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West-Africa. — Trustees of the British Museum, London.
- Robbins, C. B. & E. Van der Straeten (1989): Comments on the systematics of *Mastomys* Thomas, 1915 with the description of a new West African species (Mammalia: Rodentia: Muridae). — Senckenbergiana biol. 69: 1–14.
- Van der Straeten, E. & F. Dieterlen (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from Eastern Zaïre (Mammalia). — Stuttgarter Beitr. Naturk., Serie A (Biologie) 402: 1–11.
- Van der Straeten, E. & B. Robbins (1997): Further Studies on *Mastomys* (Rodentia: Muridae). Types and Generic Distinctions among African Muridae. — Mitt. zool. Mus. Berl. 73: 153–163.
- Van der Straeten, E. & B. Van der Straeten-Harrie (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. — Acta Zool. Pathol. Antverp. 69: 169–182.

Dr. Erik Van der Straeten, Departement Biologie, Universiteit Antwerpen, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, België; e-mail: evds@ruca.ua.ac.be.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 231–243	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Cranial size and shape variation, pelage and bacular morphology, and subspecific differentiation in spiny rats, *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil

Leila Maria Pessôa and Richard E. Strauss

Abstract. The lack of unique and discrete character states that clearly diagnose the subspecies of *Proechimys albispinus* has undoubtedly contributed to the difficulty of assessing levels of differentiation and isolation and the systematic relationships within this species. Variation of color pattern in subapical zones of guard hairs, which has traditionally been used for diagnosis of subspecies, is quantitative and subtle. Although differences are apparent, by themselves they are not diagnostic, and the same is true for qualitative aspects of bacula and skull shape. In this study, cranial size and shape variation in three subspecies of Brazilian spiny rats, *P. albispinus*, was assessed by principal component (PC), discriminant function (DF), and size-free discriminant function (SF–DF) analysis of 18 characters measured on 133 individuals from 10 localities in the states of Bahia and Sergipe in northeastern Brazil. We originally hypothesized that the cranial morphometric data would support the previous designations of subspecies based on pelage and qualitative aspects of the skull observed by Moojen (1948). The morphometric analyses partially supported this hypothesis in that they show the almost complete discrimination of *P. a. minor* from the other two subspecies on the basis of cranial shape; however, *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni* overlap widely in their morphological distributions, being discriminated only on average. Cranial and pelage characters of *P. a. minor*, such as the small skull and body, thinner guard hairs in the mid-dorsal region and the lack of an ochraceous subapical zone in the lanceolate guard hairs, are also found in juveniles of *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni*, suggesting that the morphological differentiation of *P. a. minor* was associated with heterochronic (paedomorphic or neotenic) change during the evolution of this subspecies. Additional detailed work on the processes of growth and maturity in these taxa would contribute to an understanding of the morphological evolution of *P. albispinus*.

Key words. *Proechimys albispinus*, spiny rats, cranial size and shape variation, morphometrics, pelage and bacular morphology, subspecific differentiation.

Introduction

Echimyid rodents of the genus *Proechimys* comprise one of the most diverse, taxonomically complex and poorly understood groups of Neotropical mammals (Patton & Rogers 1983). Currently two subgenera, *Proechimys* and *Trinomys*, are recognized, with the former ranging in distribution from Nicaragua to Paraguay and the latter restricted in occurrence to eastern Brazil (Moojen 1948, Patton & Gardner 1972). Whereas the subgenus *Proechimys* is quite diverse, with some sixty named forms currently recognized (Patton 1987), only six species are recorded in the subgenus *Trinomys* (Moojen 1948, Pessôa et al. 1992, Rocha 1995).

The foundations of taxonomy of *P. albispinus* were established by Moojen (1948), who defined the limits of morphological variation in the species allocated to the sub-

genus *Trinomys* based on the survey of an array of pelage and cranio-dental characteristics. In his review of *P. albispinus*, Moojen (1948) examined population samples from the state of Bahia in northeastern Brazil and recognized two subspecies. According to Moojen (1948), *P. a. albispinus* (Is. Geoffroy, 1838) has a darker coloration on the sides of the body and a narrow skull with orthodont incisors, and occurs on Island Madre de Deus, Itaparica (near Salvador), and probably on islands in the bay of Todos os Santos and in the Paraguassú river valley, Bahia.

P. a. sertonius Thomas, 1921, has a broad skull and pro-odont incisors and is known from the type locality in Lamarão, about 70 miles north of Bahia City (Salvador). It probably also occupies the valleys of the Jacuipe and the Itapicurú rivers and the littoral region between them.

Since Moojen's (1948, 1952) taxonomic analysis of *P. albispinus*, new data have been accumulated on intrapopulational cranial variation (Pessôa & Reis 1992), bacular variation (Pessôa & Reis 1992, Pessôa et al. 1996), coat color variation (Pessôa & Reis 1995), morphological affinities (Pessôa et al., in press) and a new subspecies was described (Reis & Pessôa 1995).

As currently understood, *P. albispinus* ranges in distribution within the states of Sergipe, Bahia and Minas Gerais and three subspecies are recognized (Moojen 1948, Reis & Pessôa 1995). *P. a. albispinus* (Is. Geoffroy, 1838), has been known from the type locality on Ilha Madre de Deus, Itaparica (13°00'—38°42'); we report three additional localities in Bahia. *P. a. sertonius* Thomas, 1921, has been known primarily from its type locality in Lamarão, Ituiutaba, (11°47', 38°54'), Bahia, at an altitude of 300 meters; we now verify it from several localities in Bahia and from one locality (Cristinápolis) in the state of Sergipe. *P. a. minor* Reis & Pessôa, 1995, was recently described from Morro do Chapéu, Bahia (11°33', 41°09') at 800 meters above sea level; we report a second record in Fazenda Canoas, Juramento, Minas Gerais (16°51', 43°35') at 682 meters (fig. 1).

Moojen (1948) considered *P. albispinus* to be a species highly adapted to drier habitats, in contrast to the majority of its congeners, which are known from mesic Atlantic deciduous habitats. Indeed, the subspecies *P. a. albispinus* and *P. a. sertonius* were collected from the Caatingas biome, a type of highly deciduous forest characterized by unpredictable rainfall and semi-arid conditions, with vegetation including plants in the families Cactaceae and Bromeliaceae (Moojen 1948; Ab'Saber 1974). In contrast, *P. a. minor* was recently described from a very different habitat in the interior of the state of Bahia, located at the northern edge of the Espinhaço mountain range. This range runs approximately in a southerly direction as far as Minas Gerais. The rock formations are the result of a pre-Cambrian geosyncline, with altitudes varying from 800 to 2000 meters above sea level. Composition of plant communities is associated with altitude and soil type, from 800 to 1000 meters the vegetation is characteristically savanna, grading into grasslands between 1000 and 1100 meters. Meadows predominate in the highlands due to accumulation of organic matter (Reis & Pessôa 1995).

Our objective here was to assess the contribution of cranial morphometric size and shape variation, in conjunction with pelage and bacular qualitative data, to sub-specific differentiation in *P. albispinus*. We also wanted to evaluate in a morphometric context the usefulness of the qualitative cranial traits used by Moojen (1948,

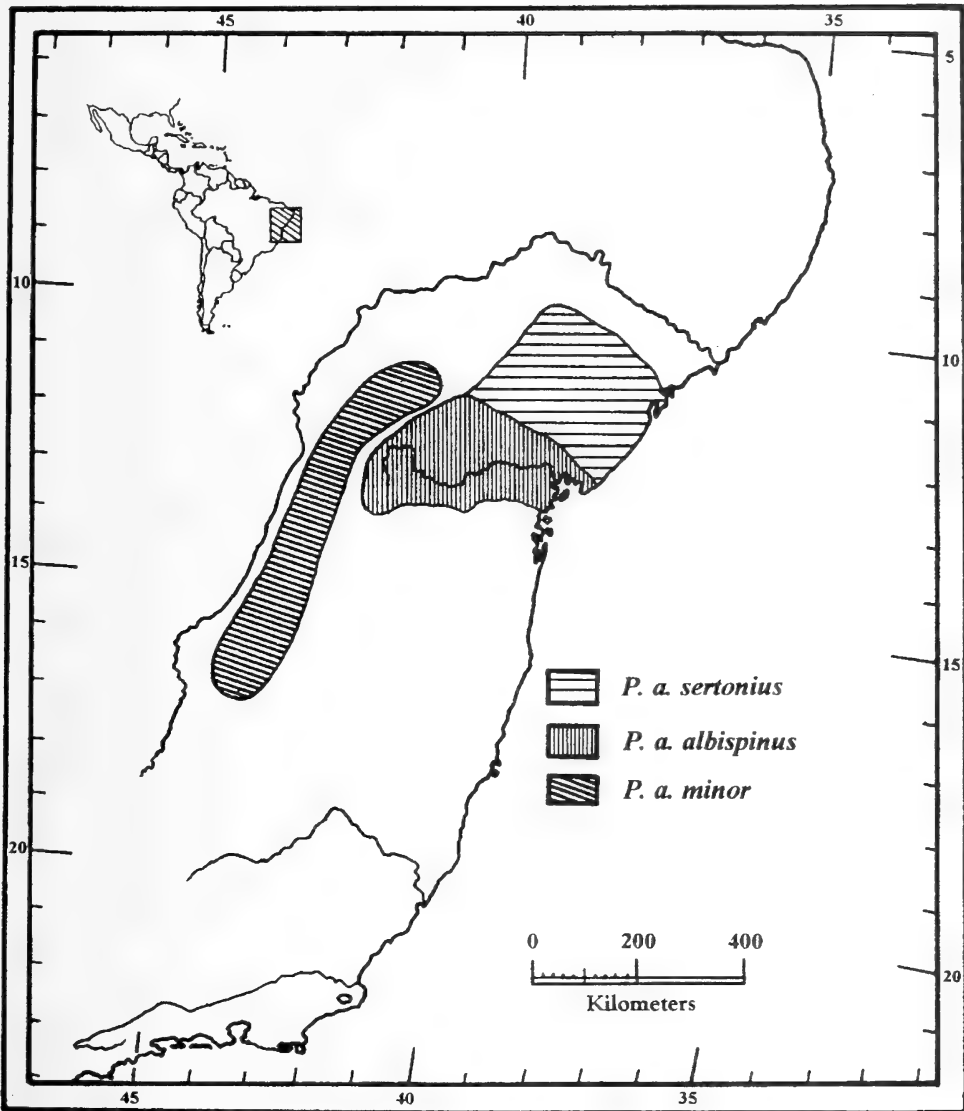


Fig. 1: Geographic range of subspecies of *Proechimys albispinus* in northeastern Brazil. Modified from Moojen (1948). *P. a. albispinus* (a) *P. a. sertoniensis* (s), and *P. a. minor* (m).

1952) and by Reis & Pessôa (1995) to recognize and diagnose subspecies in *P. albispinus*. We hypothesized that the cranial morphometric data should support the previous designations of subspecies that were based on qualitative pelage and skull characteristics. This study is intended to be a first step toward the understanding of patterns of variation, and their systematic and taxonomic implications, in this species.

Material and techniques

The sample analyzed here comprises a total of 133 specimens of *P. albispinus* deposited in the mammal collection of the Museu Nacional, Rio de Janeiro (U.F.R.J.) and the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. The specimens were identified using a combination of pelage, cranio-dental and bacular traits (Moojen 1948, Pessôa & Reis 1992), and classified in age categories defined in Pessôa & Reis (1991) on the basis of tooth eruption and surface wear criteria.

The specimens were collected at 10 localities in the states of Bahia and Sergipe in north-eastern Brazil: *P. a. albispinus* from Jaguaquara (N=21), Jequié (N=21), and Vitória da Conquista (N=29); *P. a. sertoni* from Seabra (N=10), Campo Formoso (N=10), Serrinha (N=7), Feira de Santana (N=9), Senhor do Bonfim (N=6), and Cristinápolis, Sergipe (N=4); and *P. a. minor* from Morro do Chapéu (N=8).

Pelage colors were identified using the color plates of Ridgway (1912). To study bacular morphology, the phalli were removed from the adult skin and the bacula dissected from surrounding tissues under the binocular microscope.

Seventeen cranial dimensions defined in Patton & Rogers (1983), along with one additional mandibular measurement, were recorded for 133 individuals. The measurements were: greatest length of skull (GSL); basilar length (BL); palatal length (PA); zygomatic breadth (ZB); alveolar length of upper tooth row (TRL); diastema (D); rostral length (RL); nasal length (NL); least interorbital constriction (IOC); rostral breadth (RB); cranial depth (CD); rostral depth (RD); maxillary breadth (MB); zygomatic breadth (ZB); length of the tympanic portion of the auditory bulla (BUL); post-palatal cranial length (PPL); length of the incisive foramen (IF); and mandibular length (ML) (fig. 2).

Because sexual size dimorphism is virtually non-existent in *P. albispinus* (Pessôa & Reis 1991), sexes were pooled for the analysis of subspecific differentiation.

Cranial character values were logarithmically transformed, and principal component analysis (PC), discriminant function analysis (DF), and size-free discriminant function analysis (SF-DF) assessed the degree of distinctiveness in cranial morphometric traits among subspecies. The logarithmic transformation preserves allometries, standardizes variances, and produces a scale-invariant covariance matrix (Jolicoeur 1963). Principal component analysis was used as an exploratory tool for summarizing multivariate patterns of variation among individuals, without the necessity of assigning individuals to taxa (Bookstein et al. 1985). The method is often of particular importance for partitioning variation in overall size and shape. Discriminant function analysis was used both to assess the degree of distinctiveness of the taxa and to identify the taxonomically useful cranial characters. This approach measures the abilities of characters to discriminate among groups (Mainly 1994, Marnell 1998), but has the disadvantage that it discriminates taxa on the basis of size, shape, or some combination of the two. To detect size-independent shape differences among subspecies, a "size-free" discriminant analysis was performed on residuals obtained by regressing each character independently against a multivariate size vector (Strauss 1985, Reis et al. 1990). All three multivariate analyses were based on the 18x18 covariance matrix of the log-transformed characters. All analyses and numerical figures were produced using functions written for Matlab, version 4.2c (The Mathworks 1992). Copies of these functions are available from the authors.

Results

Pelage pattern and color variation

Proechimys albispinus is easily distinguished from congeneric species, both by the joint occurrence of lanceolate and clavate guard hairs (a combination that is unique within the genus) and by the wide distribution of guard hairs on its body (Moojen 1948). A comparison of qualitative pelage features among subspecies shows that, in *P. a. albispinus*, the clavate guard hairs in the mid-dorsal region have a whitish base that gradually blackens toward the tip but is interrupted by an ochraceous-tawny

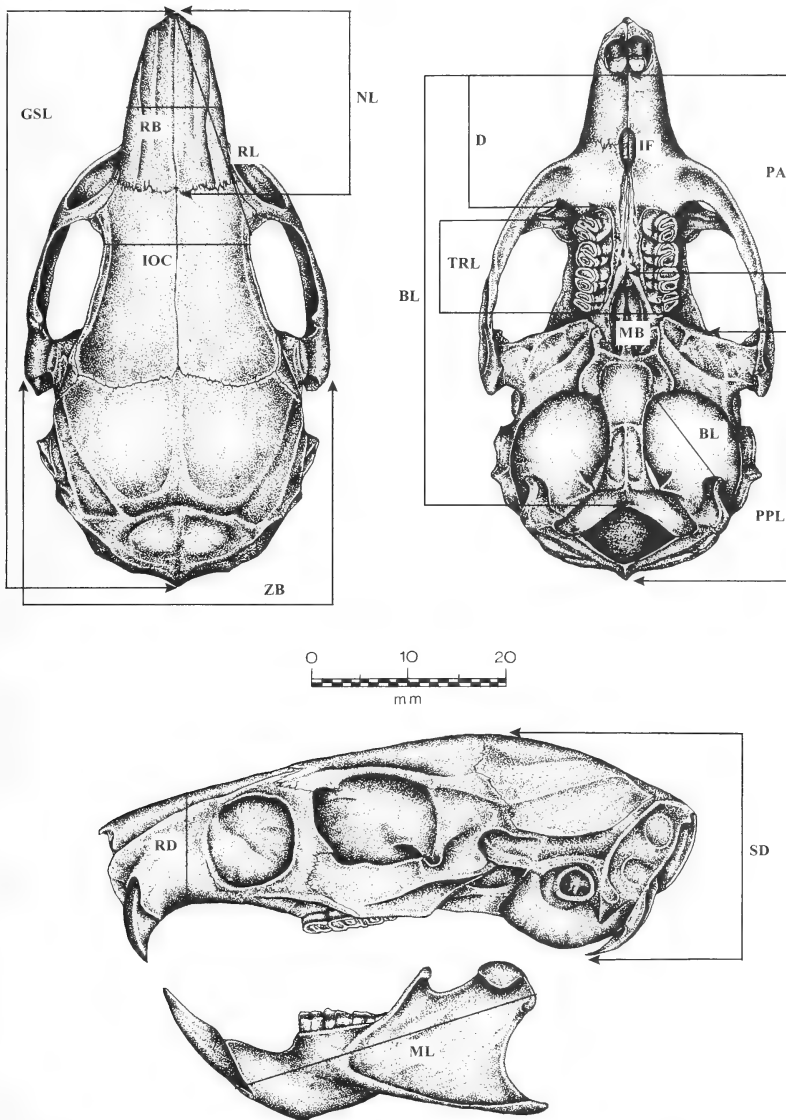


Fig. 2: Eighteen cranial measurements taken from the skulls of *P. albispinus*. See text for character abbreviations.

subapical zone (15' i in Ridgway 1912). The lanceolate guard hairs also have a whitish base that gradually blackens toward the tip, but lack a visible subapical zone. The lanceolate guard hairs vary in total length from 25 to 28 mm, with a maximum width of 1.2 mm. The guard hairs found in the outer thigh region show two patterns of coloration: one similarly having the whitish base that gradually blackens toward the

tip, and the other also gradually blackening toward the tip but with the distal fifth of the hair having an ochraceous-tawny color.

In *P. albispinus sertoni*, we found mostly clavate guard hairs with an ochraceous-tawny subapical zone in the mid-dorsal region, along with some clavate guard hairs blackened distally and lacking the subapical zone. The total length of the clavate hairs varies from 23 to 24 mm with a maximum width of 0.7 mm. The lanceolate guard hairs are whitish at the base, gradually blackening toward the tip, with a total length of 23–27 mm and a maximum width of 1.3 mm. The guard hairs present in the outer thigh region have two coloration patterns: the first pattern is whitish at the base, gradually blackening toward the tip but interrupted by a light ochraceous-buff subapical zone (color 15'b in Ridgway 1912); the second pattern is similar but lacks the subapical zone.

In *P. a. minor*, the lanceolate guard hairs in the mid-dorsal region are whitish at the base, gradually blackening toward the tip, with a total length varying from 23 to 25 mm and a maximum width of 1.0 mm. The clavate guard hairs are similarly white at their base, gradually blackening toward the tip, but interrupted by a light ochraceous-buff subapical zone (15'b in Ridgway 1912). Two patterns of coloration are found in the guard hairs of the outer thigh region: one with a whitish base, gradually blackening toward the tip, and another with a whitish base, gradually blackening toward the tip but interrupted by a buckthorn-brown subapical zone (17' i in Ridgway 1912). The guard hairs of the dorsal region in *P. a. minor* are also

Table 1: Diagnostic qualitative features of hair shape and color pattern in adults of *P. a. albispinus*, *P. a. sertoni* and *P. a. minor*. Color pattern includes the features of the lanceolate and clavate guard hairs in the mid-dorsal region and of guard hairs on the outer thigh.

Hair color pattern	<i>P. a. albispinus</i>	<i>P. a. sertoni</i>	<i>P. a. minor</i>
Lanceolate mid-dorsal	White base, gradually blackening toward tip	White base, gradually blackening toward tip, sometimes interrupted by ochraceous-tawny subapical zone	White base, gradually blackening toward tip
Clavate mid-dorsal	White base, gradually blackening toward tip but interrupted by ochraceous-tawny subapical zone	White base, gradually blackening toward tip, sometimes interrupted by ochraceous-tawny subapical zone	White base, gradually blackening toward tip but interrupted by a buckthorn-brown subapical zone
Guard hair outer thighs	White base, gradually blackening toward tip, sometimes with an ochraceous-tawny distal fifth zone	White base, gradually blackening toward tip but interrupted by a light ochraceous-buff subapical zone	White base, gradually blackening toward tip but interrupted by a light ochraceous-buff subapical zone

thinner than in *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni*, giving a less spiny appearance to the pelage. Table 1 summarizes the differences of the color pattern of hairs on the mid-dorsal and outer thighs in the subspecies.

Dental traits and bacular shape

Comparison of qualitative dental traits among subspecies shows that *P. a. sertoni* and *P. a. minor* differ from *P. a. albispinus* in having pro-odont incisors and only one counterfold in the molariform teeth, as opposed to having orthodont incisors and the fourth premolar with two counterfolds instead of one.

Qualitative analysis of the bacular morphology among subspecies does not show any significant differences in size or shape. The baculum in the three subspecies has a dorsoventral curvature and slightly tapered lateral indentations near the mid-shaft. The proximal end is paddle-shaped and pointed. The distal end has well-developed apical wings with a pronounced medial depression. Figure 3 shows a dorsal and ventral view of a baculum of *P. albispinus*, which characterizes the general morphology of the three subspecies.

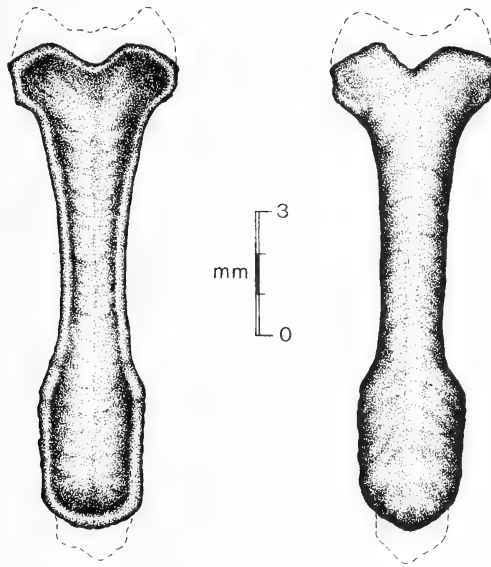


Fig. 3: Dorsal and ventral view of bacula of *Proechimys albispinus* that characterize the general morphology in the three subspecies. Solid lines represent bone, dotted lines represent cartilage.

Cranial morphometric variation

The principal component analysis (fig. 4A, B) of the pooled samples describes the major patterns of size and shape variation. The first principal component (PC1) accounts for 48.8 % of the total variation among all characters (fig. 4A), and was interpreted to be a general size vector because the correlation of all cranial characters with PC1 were positive and approximately of the same high magnitude ($r = 0.5-0.9$, $P < 0.01$; fig. 4B). This multivariate measure of overall skull size is highly correlated

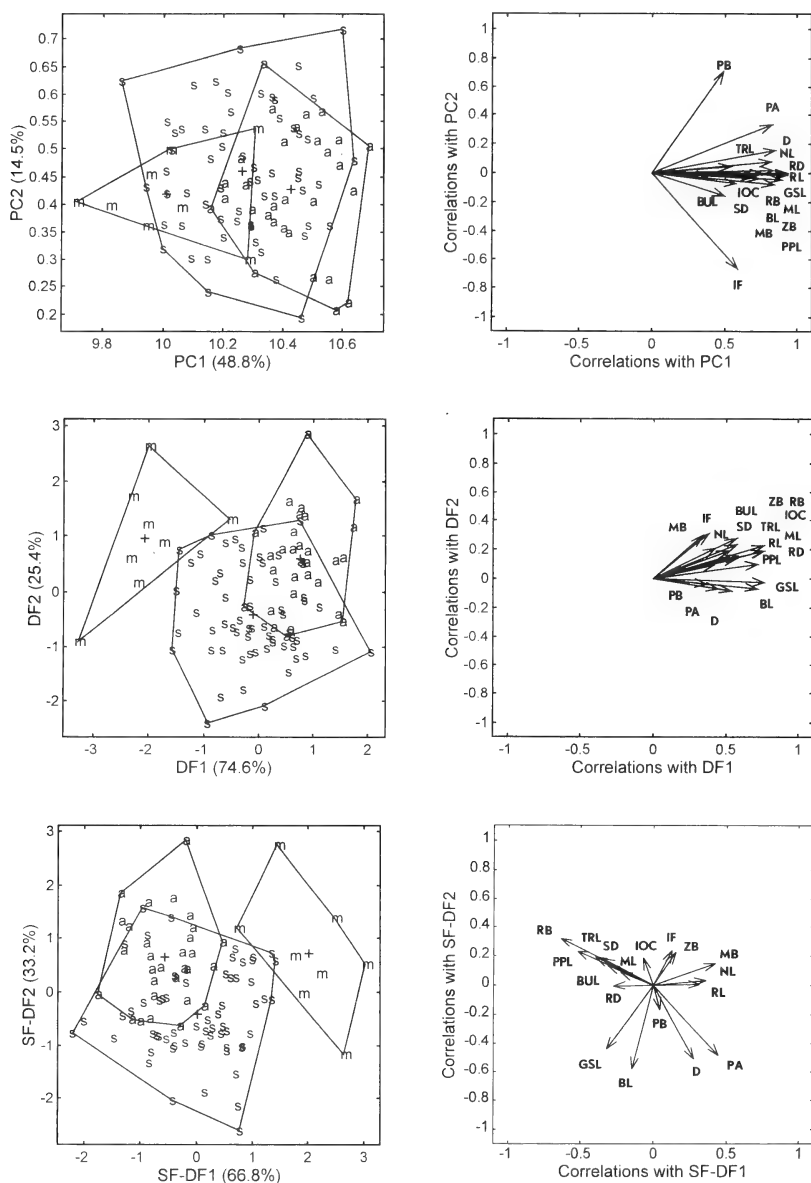


Fig. 4: Bivariate plots (A, B, C) and vector plots (D, E, F) of the projection scores of individuals of three subspecies on the first and second principal components (PCs), discriminant functions (DFs) and size-free discriminant functions (SF-DFs), respectively, for subspecies of *P. albispinus*: *P. a. albispinus* (a), *P. a. sertoni* (s) and *P. a. minor* (m).

with greatest skull length, a commonly used univariate measure of skull size ($r = 0.92$, $P < 0.01$). The subspecies are aligned in a cline of increasing cranial dimensions (fig. 5).

Craniometric differences among subspecies of *P. albispinus* were initially assessed by discriminant function analysis (fig. 4C, D). The first two discriminant functions together account completely for the total among-group variation (DF1 accounting for 74.6 % and DF2 accounting for the remaining 25.4 %). The projection of individual discriminant scores for the three subspecies samples of *P. albispinus* on the plane defined by DF1 and DF2 reveals two major almost distinct clusters (fig. 4C). One cluster is represented by samples of *P. a. albispinus* from three different localities in Bahia and of *P. a. sertoniensis* from six localities in Bahia and Sergipe. Individuals of these samples overlap extensively in the multivariate character space, indicating that they are morphometrically very similar. The second cluster represents a single population of *P. a. minor* from Morro do Chapéu, characterized by low scores on DF1. However, this axis must also be interpreted as a general size vector because the correlation of all cranial characters with DF1 were all positive and approximately of the same high magnitude ($r = 0.5-0.9$, $P < 0.01$; fig. 4D). Thus, because adults of *P. albispinus* show substantial amounts of variation in cranial size within populations due to indeterminate growth (Pessôa & Reis 1991), the differences

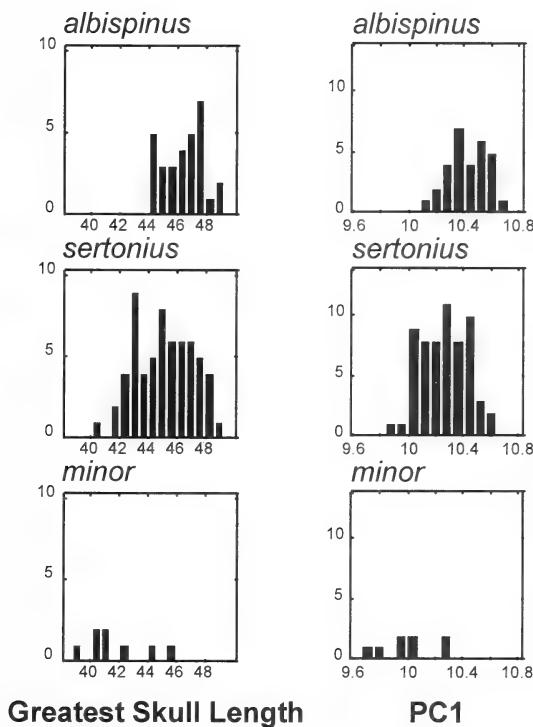


Fig. 5: Histograms of two measures of skull size (columns of panels) for the three subspecies of *P. albispinus* (rows of panels): greatest skull length (a univariate measure), and the scores of individuals on the first principal component (PC1, a multivariate measure).

portrayed by the discriminant analysis confound aspects of both size and shape variation.

We performed the additional size-free discriminant analysis (fig. 4E, F) in order to assess differences in cranial shape among subspecies. The first size-free function (SF-DF1) accounted for 66.8 % of the total variation and was interpreted as a shape differentiation axis because of the great contrast in correlations among the cranial characters (fig. 4F). As with the preceding discriminant analysis (fig. 4C), *P. a. minor* is almost completely discriminated from the other two subspecies. However, in this case the discrimination is based on shape variation: individuals of *P. a. minor* have relatively longer incisive foramina, relatively greater nasal and rostral lengths, and relatively broader maxillary and zygomatic arches. Although the *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni* samples overlap widely, they have a mean shape difference along SF-DF2, indicating that individuals of *P. a. albispinus* have relatively larger bullae and longer post-palatal length, broader interorbital and rostral widths, and a deeper skull. *P. a. sertoni* has a relatively longer skull, basilar length, diastema and palate (fig. 4F).

Discussion

Recognized subspecies of *P. albispinus* have been characterized primarily on the basis of a combination of pelage-coloration and qualitative dental traits, but are difficult to objectively diagnose based on these criteria because these characters can be age-dependent. In addition, recurrent cranial morphologies, which appear in subspecies from other locations and are associated with substantial amounts of intra-populational variation in qualitative traits of skull and pelage, render the definition of subspecific units difficult. The lack of unique, discrete character states that clearly diagnose the subspecies of *P. albispinus* has undoubtedly contributed to the difficulty of assessing levels of differentiation, isolation, and systematic relationships. Variation of color patterns in subapical zones of guard hairs, which has traditionally been used for the diagnosis of subspecies, is quantitative and subtle. Although differences are apparent, by themselves they are not diagnostic, and the same is true for qualitative aspects of bacula and skull shape.

In his revision, Moojen (1948) described the color and thickness of guard hairs and provided descriptions of several qualitative aspects of skull and dental morphology for each subspecies of *P. albispinus*. These qualitative characters included: (1) size and shape of bulla, (2) degree of development of ridges and depth of the jugal bone, (3) degree of development of the post-orbital process of the zygomatic arch, (4) shape and anatomy of the incisive foramen, (5) placement of the posterior palatine foramen, (6) extension of the mesopterygoid fossa, (7) number of counterfolds in the molariform teeth and (8) condition of the incisors. Although Moojen (1948) described variation in pelage and these qualitative aspects of the skull, he found diagnostic features to define subspecific units of *P. albispinus* primarily in a subset of these (thickness and color patterns of guard hairs, patterns of counterfolds in molariform teeth, and incisor morphology) and used this combination of traits to characterize *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni*. For comparative purposes, Reis & Pessôa (1995) described *P. a. minor* based on the same set of characters although they stressed its smaller cranial and body size and lack of visible ochraceous subapical

zone in the mid-dorsal guard hairs. The morphometric characters used in this study were intended to quantify many of the same aspects of the cranial form characterized by Moojen (1948) and Reis & Pessôa (1995).

We originally hypothesized that the cranial morphometric data would support the previous designations of subspecies based on pelage and qualitative aspects of the skull observed by Moojen (1948). The morphometric analyses partially supported our preliminary hypothesis in that they permit the almost complete discrimination of *P. a. minor* from the other two subspecies on the basis of cranial shape, but *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni* overlap widely in their morphological distributions being discriminated only on average. However, some of the subspecific differences we observed have contradicted Moojen's (1948) diagnoses. For example, Moojen described the bulla of both *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni* as small and smooth, while our morphometric analysis indicated that the size of the bulla is relatively larger in *P. a. albispinus* than in both *P. a. sertoni* and *P. a. minor*. Moojen, based on a little sample, described the skull to be narrow in *P. a. albispinus* and broad in *P. a. sertoni*, but now with an increased sample, our analysis supports a different conclusion.

Two aspects of the ordination of taxa allocated to *P. albispinus* are noteworthy and deserve further comments. First, although our samples of *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni* were all collected from localities in the Caatinga habitat, Moojen (1948) noted that the localities where the taxa were collected differ somewhat in detail. *P. a. sertoni* were collected from "typical" Caatinga forest, a climax of mainly deciduous trees, whereas *P. a. albispinus* was collected from climax forest having a moderate proportion of deciduous trees. This small difference in habitat is correlated with the small difference in cranial morphology between the taxa.

In contrast, *P. a. minor* occurs in a very different habitat, in which the composition of plant communities is associated with altitude and soil type, and from altitudes of 800 to 1000 meters the vegetation is characteristically savanna. It may be that the characters found to discriminate *P. a. minor* in multivariate space (e.g., relatively larger mandible and rostrum, relatively smaller rostral breadth, tooth-row length, and post-palatal length) are correlated with habitat differences. In addition, cranial and pelage characters of *P. a. minor*, such as small skull and body size, thinner guard hairs in the mid-dorsal region and the lack of an ochraceous subapical zone on the guard hairs, are also found in juveniles of *P. a. albispinus* and *P. a. sertoni*. We hypothesize that the morphological differentiation of *P. a. minor* was caused by a heterochronic (paedomorphic or neotenic) change during the evolution of this subspecies. Additional detailed work on the processes of growth and maturity in these taxa would contribute to an understanding of the morphological evolution of *P. albispinus*.

Acknowledgements

We thank the curators at the Museu Nacional, Rio de Janeiro, (UFRJ), Museum de Zoologia da Universidade de São Paulo for allowing the study of specimens under their care. We are also grateful to M. F. Pessôa for the bacula and skull drawings and to E. Heingst for collecting a specimen from Juramento, MG. We thank J. A. Oliveira and S. Kobayashi for their help in the fieldwork in Morro do Chapéu. This research was supported by grants from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), Conselho de Pesquisa e Ensino

de Graduação (CEPG-UFRJ). LMP is supported by a research fellowship from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). This work was conducted while the first author was in the Department of Biological Sciences, Texas Tech University, and we thank the Research Enhancement Fund, College of Arts and Sciences, for financial and technical support.

Zusammenfassung

Die unterartliche Differenzierung von *Proechimys albispinus* ist bisher aufgrund der erheblichen Varianz in den bewerteten Merkmalen und der teilweise schwierigen Feststellung der Merkmalausprägung nicht befriedigend geklärt. In dieser Untersuchung wurden 18 Schädelmerkmale (Abmessungen, Form) bei drei Unterarten von insgesamt 10 Fundorten ermittelt und die Werte einer Hauptkomponenten-Analyse, einer Diskriminanzfunktion und einer größenunabhängigen Diskriminanzfunktion unterzogen. Ebenso wie in der von Moojen (1948) publizierten Unterartgliederung, die im wesentlichen auf Fell- und Schädelformmerkmalen beruht, ließ sich in dieser Untersuchung *P. a. minor* anhand der Schädelform deutlich von den beiden anderen Unterarten *P. a. albispinus* und *P. a. sertoni* unterscheiden, für diese beiden untereinander gelingt dies jedoch nicht so gut. Typische Merkmale von *P. a. minor* wie relativ geringere Schädel- und Körpergröße, dünnere Deckhaare im mittleren Rückenbereich sowie weitere Merkmale der Deckhaare finden sich auch bei Jungtieren der beiden anderen Unterarten, so daß ein genaues Verständnis der Evolution der Körpermerkmale der drei Unterarten noch weiterer Untersuchungen bedarf.

References

- Ab'Saber, A. N. (1974): O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas brasileiras. — *Geomorfologia* 43: 1–37.
- Jolicoeur, P. (1963): The multivariate generalization of the allometry equation. — *Biometrics* 19: 497–499.
- Mainly, B. F. J. (1994): *Multivariate Statistical Methods: A primer*. — Chapman & Hall, London.
- Marnell, Ferdia (1998): Discriminant analysis of the terrestrial and aquatic habitat determinants of the smooth newt (*Triturus vulgaris*) and the common frog (*Rana temporaria*) in Ireland. — *J. Zool., Lond.* 244: 1–6.
- The Math Works, Inc. (1992): *Matlab reference guide*. — Natick, MA.
- Moojen, J. (1948): Speciation in the Brazilian spiny rats (genus *Proechimys*, family Echimyidae). — *Univ. Kans. Publ., Mus. nat. Hist.* 1: 301–406.
- Moojen, J. (1952): Os roedores do Brasil. — Ministério da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro, Biblioteca Científica Brasileira, Rio de Janeiro.
- Patton, J. L. (1987): Species groups of spiny rats genus *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). — *Fieldiana Zool.* 39: 305–345.
- Patton, J. L. & M. A. Rogers (1983): Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat, genus *Proechimys* (Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 48: 363–70.
- Patton, J. L. & A. L. Gardner (1972): Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on Peruvian forms. — *Occas. Pap., Mus. Zool., Louisiana State Univ.* 44: 363–370.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1991): The contribution of cranial indeterminate growth to nongeographic variation in adult *Proechimys albispinus*. — *Z. Säugetierk.* 56: 219–224.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1992): Bacular variation in the subgenus *Trinomys*, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 57: 100–102.
- Pessôa, L. M., J. A. de Oliveira & S. F. dos Reis (1992): A new species of spiny rat genus *Proechimys*, subgenus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). — *Z. Säugetierk.* 57: 39–46.
- Pessôa, L. M. & S. F. dos Reis (1995): Coat color variation in *Proechimys albispinus* (Geoffroy, 1838) (Rodentia: Echimyidae). — *Bol. Mus. Nac.* 361: 1–4.

- Pessôa, L. M., S. F. dos Reis & M. F. Pessôa (1996): Bacular variation in subspecies taxonomy of the Brazilian spiny rat *Proechimys (Trinomys) iheringi* (Rodentia: Echimyidae). — Stud. Neotrop. Fauna Environ. 31: 129–132.
- Pessôa, L. M., F. J. Von Zuben & S. F. dos Reis (in press): Morphological affinities of *Proechimys yonenagae* Rocha, 1995 (Rodentia: Echimyidae): Evidence from bacular and cranial characters. — Bonn. Zool. Beitr.
- Reis, S. F. dos & L. M. Pessôa (1995): *Proechimys albispinus minor*, a new subspecies from the state of Bahia, northeastern Brazil (Rodentia: Echimyidae). — Z. Säugetierk. 60: 181–190.
- Reis, S. F. dos, L. M. Pessôa & R. E. Strauss (1990): Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. — Braz. J. Genetics 13/3: 509–520.
- Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. — Washington: Published by the author.
- Rocha, P. L. B. (1995): *Proechimys yonenagae*, a new species of spiny rat (Rodentia: Echimyidae) from fossil sand dunes in the Brazilian Caatinga. — Mammalia 59: 537–549.
- Strauss, R. E. (1985): Static allometry and variation in body form in South America catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). — Syst. Zool. 34: 381–396.

Dr. Leila Maria Pessôa, Departamento de Zoologia, IB, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 21941-590, Rio de Janeiro, Brazil, E-mail: PESSOA@ACD.UFRJ.BR — Dr. Richard Strauss, Department of Biological Sciences, Texas Tech University, 79409-3131, Lubbock, Texas, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 245–257	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *Tyto alba* de Mauritanie

Cécile Bruderer & Christiane Denys

Abstract. A taxonomic and taphonomic inventory of an abundant and well preserved small vertebrate assemblage by *Tyto alba* from Mauritania, taken from a nesting area has been conducted here. This work increases the database of owl pellet assemblages from West Africa in the Sahelian zone. The results confirm previous studies concerning a higher percentage of fragmentation and digestion of skeletal elements due to the presence of nestlings compared to other adult assemblages of *Tyto alba*.

Key words. Taphonomy, micromammals, *Tyto alba*, regurgitation pellets, West Africa.

Introduction

Les rapaces sont des prédateurs qui forment des pelotes de “réjection” ou “régurgitation”. Ces pelotes comprennent toutes les parties indigestes des proies (poils, os, carapaces...) qui ont été compactées dans le gésier avant d’être recrachées. Par leur contenu en éléments squelettiques identifiables, ces pelotes présentent des intérêts multiples. Tout d’abord, elles peuvent utilement compléter l’inventaire des faunes d’une région car les rapaces se nourrissent parfois préférentiellement d’espèces mal ou pas représentées dans les piègeages de type classique. Ensuite, elles renseignent sur les habitudes de chasses des prédateurs. Enfin, l’étude des pelotes est depuis récemment utilisée dans un domaine particulier associant l’écologie et la paléontologie: la taphonomie. Cette discipline, auparavant restreinte à l’étude des sites fossilifères, voit son champ d’étude s’élargir à la systématique et à la biogéographie des petits mammifères actuels. Il semble en effet qu’une meilleure interprétation du paléoenvironnement passe par une comparaison du régime alimentaire et des habitudes de chasse des prédateurs qui sont à l’origine des accumulations de micro-vertébrés. C’est la reconnaissance dans un site fossilifère, ou dans une concentration actuelle (pelotes de réjection) du prédateur responsable de l’accumulation qui permet de reconnaître les biais de la composition faunique dus aux habitudes de chasse de ce dernier (opportuniste ou sélectif), et de préciser de ce fait les interprétations paléoécologiques.

Or très peu de travaux sont consacrés à l’étude des pelotes de rapaces du point de vue taphonomique. Beaucoup d’inventaires ont été réalisés dans les années 60–70 afin de mieux connaître le régime alimentaire des rapaces mais très peu se sont attachés d’une part à l’étude systématique détaillée (niveau spécifique) du contenu des pelotes et d’autre part à la représentation en éléments squelettiques et aux modifications induites par la digestion. Il a fallu attendre les travaux de Raczkinsky & Ruprecht (1974), Dodson & Wexlar (1979), Denys (1985, 1986) pour que l’on commence à rechercher des critères qualitatifs et quantitatifs pour déterminer l’origine d’une accumulation de microvertébrés fossile et plus particulièrement dans

le but de déterminer le prédateur responsable de la concentration initiale. Andrews (1990) a développé pour cela une méthode d'étude taphonomique et montré l'importance de la prédation dans le cas des concentrations de petits mammifères.

Les rapaces nocturnes strigiformes sont spécialisés dans la prédation nocturne et crépusculaire. L'ordre regroupe 186 espèces. Les travaux de taphonomie portant sur les assemblages actuels sont essentiellement faits sur des rapaces européens et sur quelques uns des rapaces africains. Au total, à ce jour, 29 assemblages de pelotes de rapaces nocturnes et diurnes actuels ont été étudiés suivant la méthode d'Andrews. Pour avoir une valeur statistique, il est nécessaire d'élargir la base de données concernant ces faunes actuelles. De plus, en ce qui concerne la chouette effraie (*Tyto alba*) qui est pourtant la plus commune (et la plus cosmopolite) des strigiformes on ne connaît que 8 cas d'étude reportés dans Denys (1985) et Andrews (1990), ce qui reste très peu. Concernant l'Afrique, seuls deux assemblages ont fait l'objet d'un travail taphonomique portant sur la représentation des éléments osseux, ce qui ne permet pas évidemment d'avoir un référentiel pour les faunes de savanes africaines. Il existe pourtant des gisements à micromammifères fossiles dont certains pourraient bien avoir été accumulés par *T. alba* (par exemple le niveau FLKNN2 Olduvai Bed I, Fernandez-Jalvo et al. 1998) et qu'il serait utile de comparer avec les assemblages actuels de savanes.

Le matériel abondant de Mauritanie étudié dans ce travail, par l'identification formelle du prédateur et l'existence probable de jeunes sur le lieu de l'accumulation, représentait un jeu de données supplémentaires non négligeable. L'étude taphonomique d'un lot de 30 pelotes du littoral mauritanien a donc été entreprise suivant la méthode d'Andrews (1990). L'étude de la représentation faunique et squelettique, de la fragmentation et de la digestion des surfaces osseuses et dentaires a été faite. Les résultats de cette étude sont discutés par comparaison aux travaux déjà réalisés pour l'effraie en Afrique ainsi que pour des sites de nidification de *T. alba* en Europe.

Matériel et Méthodes

L'étude taphonomique a été réalisée sur un lot de 30 pelotes afin d'avoir un nombre suffisant d'individus pour permettre une étude quantitative valable (Denys et al. 1995). Les pelotes ont été récoltées par L. Granjon dans le cadre d'un projet Biodiversité du Littoral Mauritanien (BLM) mis en oeuvre sous la responsabilité du Dr Vétérinaire F. Colas (CIRAD/ENVT) et grâce à un financement de la CEE (1994–1995). Elles proviennent de Chott Boul, sur la côte Atlantique Sud de la Mauritanie (région sahélienne). Elles ont été récoltées le 9 mars 1995 au fond du puits du poste militaire du site. D'après les militaires qui ont observé le site, elles avaient été accumulées lors de la nidification précédente d'un couple de *T. alba* qui s'était soldée par l'élevage d'un nombre important de jeunes (entre 6 et 8). Aucune chouette ne semblait plus fréquenter le site au moment de la récolte. La période de nidification s'étalant de septembre à avril (Wilson et al. 1988), on peut penser que la ponte ait eu lieu en fin d'année précédente ou en début 1995. Ceci correspond à la fin de la saison des pluies jusqu'au milieu de la saison sèche. Les déterminations taxonomiques des restes crâniens conservés dans les pelotes ont été facilitées par l'existence de matériel bien conservé et par une analyse morphologique et biométrique (Bruderer 1996).

Le matériel de comparaison provient de données issues de la littérature et de travaux non publiés. Ainsi, en ce qui concerne les assemblages africains, le lot de pelotes de Chott Boul a été comparé avec celui de Makapansgat et Boomplaas (Afrique du Sud), trouvées dans un habitat de broussailles sèches (Andrews 1990). Un lot de pelotes de la région de Maun (Okavangos, Botswana, Denys 1985), un lot de pelotes d'effraie récoltées dans le parc Naukluft

en Namibie par M. Lemmel (non publié) ont été également utilisés dans ce travail. Deux sites anglais de nidification ont également été utilisés pour comparaison, il s'agit de Salthouse (Norfolk, G. B.) et de Wookey Hole (Somerset, G. B.). Le premier situé dans des zones marécageuses et de prairies, le deuxième dans une forêt décidue. Les autres sites proviennent également d'Angleterre (Stratton, Barton tuf) et d'Israël. Ils ont été regroupés ensemble, les assemblages montrant un nombre trop faible d'ossements et d'individus n'ont pas été pris en compte.

Les pelotes ont d'abord été légèrement humidifiées afin de pouvoir les décortiquer plus facilement à l'aide des pinces en s'aidant d'une loupe pour les éléments les plus fins. Une fois dépouillées en conditionnant le contenu de chaque pelote dans une même boîte, le comptage des éléments osseux a été entrepris. Le nombre minimal d'individus est calculé à partir de la fréquence la plus haute d'un des éléments osseux sur la totalité du lot. La méthode d'Andrews (1990) est suivie dans ce travail et prend en compte la recherche des critères qualitatifs et quantitatifs tels que le calcul du pourcentage de représentation des éléments osseux de Dodson & Wexlar (1979), le pourcentage de fragmentation des os longs. Les types de cassures crâniennes ont été repris de la nomenclature définie par Denys (1985). La surface des incisives en particulier a été observée à l'aide d'une loupe et d'un microscope électronique à balayage (MEB de marque JEOL) afin d'étudier les traces laissées par la digestion; la surface des molaires ne révélant quant à elle pas de modification. La terminologie définie par Andrews (1990) et surtout par Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) a été reprise.

Résultats

Composition des pelotes

La liste faunique renseigne sur le régime alimentaire de *T. alba* dans la région de Chott Boul et sur les habitudes de chasse de l'oiseau. Sa préférence pour les rongeurs et plus particulièrement pour les Gerbillidés est nette ainsi que le faible pourcentage d'autres proies (Tab. 1). On met en évidence la dominance de l'espèce *Gerbillus nanus*, de petite taille, et de l'espèce *Mastomys huberti*. Les pelotes de Mauritanie renferment en moyenne 2,57 individus chacune et ont livré au total 61 individus (NMI estimé d'après l'os maxillaire qui était le plus abondant). Ce nombre est différent si l'on additionne chaque NMI trouvé par pelote (soit 76 individus). C'est un biais important et l'on se trouve confronté au problème où le premier cas est une sous-estimation et le second une surestimation du nombre minimal d'individus. La proportion importante (environ 20 %) des os longs retrouvés dans une pelote sans être associés à un crâne (ou une mâchoire) montre que la chouette éjecte plus d'une pelote par repas et donc que les éléments squelettiques d'un même individu peuvent se retrouver dans deux pelotes à la fois. Ceci résulte peut-être de la présence de jeunes sur le nid ne pouvant pas ingérer et rejeter des proies de trop grande taille. Pour être homogène avec la méthode d'Andrews destinée à être appliquée aux gisements fossilifères où les pelotes ne sont plus reconnaissables, il a donc été choisi un NMI de 61 individus.

Le pourcentage de représentation moyen (PR) est obtenu en faisant la moyenne des différents pourcentages calculés par élément osseux selon la formule de Dodson & Wexlar (1979). Le pourcentage de représentation observé (PRO) pour chaque os est calculé selon la formule suivante: $PRO = FO/FT \times NMI$. La fréquence observée (FO) correspond au nombre d'os trouvés dans l'assemblage, la fréquence théorique correspond à un individu souris comprenant respectivement 2 humérus, radius, ulnas, fémurs, tibias, fibulas, astragales, calcaneums, scapulas, pelvis, mandibules, 1 crâne, 54 vertèbres, 20 métapodes, 20 phalanges. Il est ici de 70,6 % (Tab. 2). Le pourcentage calculé pour l'ensemble des os longs est de 89,9 %.

Tableau 1: Composition faunique du lot de pelotes de la chouette effraie de Mauritanie et pourcentage de représentation spécifique.

Espèces	nombre de pelotes ne contenant que l'espèce considérée	nombre total de pelotes contenant cette espèce	nombre total d'individus identifiés dans les 30 pelotes	importance par rapport aux 61 individus identifiés (%)
<i>Gerbillus nanus</i>	7	17	27	44,3
<i>Gerbillus gerbillus</i>	1	4	4	6,6
<i>Gerbillus nigeriae</i>	1	5	6	9,8
<i>Gerbillus riggenbachi</i>	1	1	1	1,6
<i>Taterillus arenarius</i>	0	2	2	3,3
				Gerbillinae: 65,6
<i>Mastomys huberti</i>	7	12	17	27,9
<i>Arvicanthis niloticus</i>	0	1	1	1,6
<i>Nannomys</i> sp.	0	1	1	1,6
				Murinae: 31,1
<i>Jaculus jaculus</i>	1	1	1	1,6
<i>Crocidura lusitania</i>	0	1	1	1,6

L'effraie de Chott Boul montre un assez fort taux de préservation des éléments squelettiques avec une moyenne de 73,4 % d'os intacts, soit une fragmentation de 26,6 % seulement (Tab. 3). Les mandibules, très bien représentées, sont peu fragmentées. Les os longs sont intacts et les éléments les plus complets sont le radius et le tibia. Au contraire, les os les plus fracturés sont le pelvis et la scapula (45,1 % et 28,3 %). En comparaison, les mandibules, les humérus et les tibias sont moins fragmentés à Chott Boul que dans les deux sites de nidification anglais. Par contre, les fémurs sont intermédiaires pour Chott Boul. Dans les perchoirs, à part les mandibules, les grands os longs sont nettement moins fragmentés qu'à Chott Boul et que dans les nids.

Dans l'ensemble, aucun crâne n'est véritablement intact, généralement le site de cassure se situe après la suture frontopariétale (cassure de type C1 Denys 1985), et quand la conservation est presque intégrale il manque un os comme le nasal ou bien les arcades zygomatiques sont cassées (type de cassure CC0 Denys 1985). Enfin, il peut rester une moitié antérieure gauche ou droite isolée (hémi-crânes cassure de type C6 Denys 1985). L'appartenance taxonomique implique des structures anatomiques particulières induisant des taux de fragmentation préférentiels (Tab. 4). Ainsi, les crânes de gerboise (*Jaculus jaculus*) sont quasiment intacts, ce sont des crânes robustes qui résisteraient mieux que les crânes de gerbilles plus fragiles (Denys et al. 1996). Le crâne d'*Arvicanthis niloticus* reste bien conservé par rapport aux crânes de gerbilles. Chez les Gerbillinae, seul *Taterillus arenarius* est peu fragmenté: probablement du fait de sa configuration avec de larges plaques zygomatiques. Chez *G.*

Tableau 2: Fréquences et pourcentages de représentation des éléments squelettiques retrouvés dans les pelotes de la chouette effraie de Mauritanie comparés à ceux d'autres sites africains. PRO: Pourcentage de représentation pour chaque type d'os (d'après la formule de Dodson & Wexlar 1979). FO: fréquence observée. PRmoyen: Pourcentage de représentation osseux moyen par site obtenu en faisant la moyenne des PRO. MAK: Pelotes de Makapansgat (Af. Sud, Andrews 1990); BOOM: Pelotes de Boomplaas (Af. Sud, Andrews 1990); BOTSW: Pelotes du Botswana pour lesquelles les FO n'ont pas été retrouvées (Denys 1985), unp. NAM: Pelotes de Namibie (Didier, non publié).

	Mauritanie		Afrique du Sud				Botswana	Namibie	
Os	FO	PRO	FO	PRO	FO	PRO	PRO	FO	PRO
	CHOTT BOU		MAK		BOOM		BOTSW	unp. NAM	
Crâne	36	59					66,7		
Mandibule	118	96,7	125	97,7	50	50	82,2	86	53,1
Maxillaire	122	100	100	78,1	88	88		132	81,5
Tibia	110	90,2	106	82,8	47	47	96,8	132	81,5
Humérus	110	90,2	103	80,1	48	48	76,3	134	82,7
Fémur	110	90,2	99	77,3	51	51	100	130	80,4
Ulna	111	91	89	70	44	44	70,4	131	80,1
Radius	107	87,7	88	68,8	45	45	64,5	122	75,3
Pelvis	111	91	113	88,3	46	46	99,5	109	67,3
Calcaneum	85	69,7	42	32,8	26	26	7	95	58,7
Astragale	63	51,6	49	38,3	18	18	13,4	60	37
Scapula	99	81,1	106	82,8	35	35	51,6	108	66,7
Phalanges	571	16,7	714	18,6	115	3,8	7,5		
Vertèbres	1850	56,2	1566	48,9	539	21,2	8,9	1665	38,1
Côtes	839	57,3	1045	68	123	10,2	10,8	640	32,9
Métapodes	383	31,4	355	27,7	130	13	13,6	1066	65,8
Sacrum	25	41					11,6	38	46,9
NMI	61		64		50		85	81	
PRmoyen		70,6		64,01		36,4	57,3		63,2

riggenbachi, la préservation est assez bonne également. Par contre elle est plus forte chez les espèces de gerbilles de plus petite taille.

Digestion des incisives et des fémurs

Les résultats de l'étude de la surface des incisives et des fémurs sont présentés dans le tableau 5. Sur les molaires nous n'avons observé aucune trace de digestion

Tableau 3: Pourcentages de fragmentation (PF) des éléments squelettiques retrouvés dans les pelotes de la chouette effraie de Mauritanie et comparaison des taux de préservation entre divers sites, notamment entre les sites de nidification et les autres. Le PF = Fréquence d'os complets/ fréquence totale de l'os x100 représente en fait un pourcentage de préservation.

Os complets	Chott Boul	Total	Pf %
Crâne	0	36	0
Mandibule	111	118	94,1
Maxillaire	53	67	89,1
Scapula	28	99	28,3
Humérus	106	110	96,4
Radius	106	107	99,1
Ulna	109	111	98,2
Pelvis	50	111	45,1
Fémur	104	110	94,5
Tibia	109	110	99,1
			moyenne: 73,4
Os intacts %	Nest Salt	Wook Hole	Autres sites
	nid	nid	4 perchoirs
Mandibule	66,3	30,3	14,3
Humérus	77,5	87,4	99
Ulna	85,3	98,8	97
Fémur	95,5	98,8	97
Tibia	88,2	93,3	98

(Fig. 1). Globalement, le pourcentage de digestion portant sur les incisives est de 27,6 %. On observe des craquelures sur l'émail et un aspect ondulé de la dentine typiques d'une digestion légère à modérée (Figs 2, 3). Etant donné que la nomenclature des grades de digestion a été établie pour des rongeurs Arvicolinae et Murinae (Fernandez-Jalvo & Andrews 1992) et que nous avons trouvé des petites différences surtout en ce qui concerne les Gerbillinae, nous avons séparé une catégorie de digestion définie par un degré de digestion différentiel sur l'émail et la dentine. Dans ce cas, l'émail recouvre toute la surface de l'incisive y compris la pointe mais montre localement une surface craquelée, la limite entre émail et dentine est marquée par des petites dépressions et la dentine est aussi affectée avec un aspect ondulé (Figs 2, 3). Cet aspect est légèrement différent de celui du degré de digestion "légère" défini par une ponctuation légère à modérée de l'émail et une dentine parfois ondulée selon Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) (Fig. 4), mais ne représente pas forcément un grade de digestion plus fort. Cet état pourrait simplement exprimer

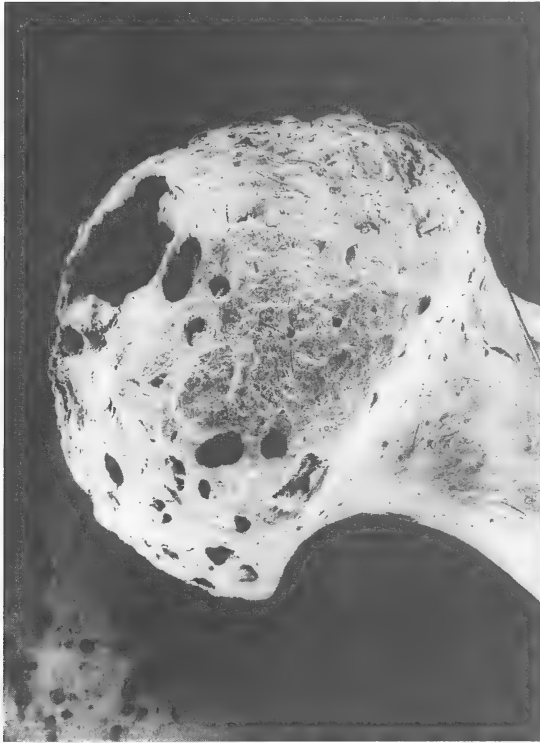


Fig. 1: Tête de fémur des pelotes d'effraie de Chott Boul présentant des perforations peu étendues caractéristiques d'un stade de digestion légère selon Andrews (1990) (x 70).

une différence de comportement des tissus dentaires de Gerbillinae par rapport aux Arvicolinae lors des attaques par les sucs digestifs. Pour le distinguer nous l'avons appelé: légère-moderé. Cependant, selon Fernandez-Jalvo & Andrews (1992), l'intensité de l'altération de l'émail et de la dentine est plus forte et plus étendue dans le stade modéré qui n'a pas été observé ici.

Aucun signe de digestion forte ou extrême n'a pu être observé. Quant au pourcentage de digestion portant sur les fémurs, il est de 40,4 %. Néanmoins, la digestion reste localisée au niveau des épiphyses et sur les crêtes (Fig. 5), elle est plus rarement visible sur les diaphyses. De plus, on note que l'intensité de la digestion est plus forte sur les incisives supérieures que sur les incisives inférieures. Les dents isolées sont plus fortement digérées que les dents en place, ce qui indique qu'elles ont été déchaussées (suite à une fragmentation probable du crâne) avant d'être digérées.

Discussion

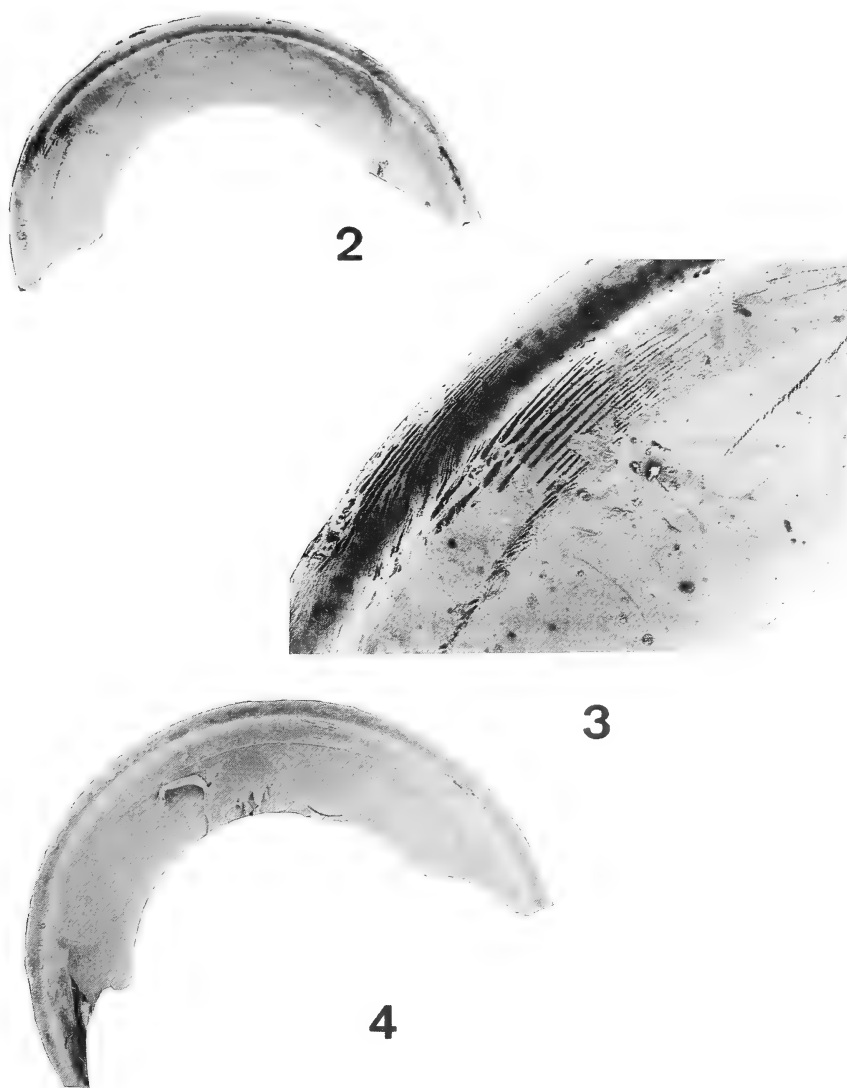
Le pourcentage de représentation moyen des éléments squelettiques dans les pelotes de *T. alba* de Chott Boul est assez élevé comparativement aux données d'Andrews (1990) et Denys (1985 et unpubl.). L'intervalle défini ici pour l'espèce (tous

Tableau 4: Taux de fragmentation crânienne selon l'appartenance taxonomique.

Espèces	Cassure CCO: Crâne conservé presque intégralement	Cassure C1: crâne cassé au niveau de la suture fronto-pariétale	Cassure C6 Hémi-crâne C6	Maxillaire isolé
<i>Gerbillus nanus</i>	0	33,3	7,4	59,3
<i>Gerbillus gerbillus</i>	0	25	0	75
<i>Gerbillus nigeriae</i>	0	66,7	0	33,3
<i>Gerbillus riggenbachi</i>	0	100	0	0
<i>Taterillus arenarius</i>	0	100	0	0
<i>Gerbillinae</i>	0	42,5	5	52,5
<i>Mastomys huberti</i>	0	76,5	0	23,5
<i>Arvicanthis niloticus</i>	0	100	0	0
<i>Nannomys</i> sp.	0	0	0	100
<i>Murinae</i>	0	73,7	0	26,3
<i>Jaculus jaculus</i>	100	0	0	0
<i>Crocidura lusitania</i>	0	100	0	0

Tableau 5: Pourcentages de digestion des incisives et des fémurs de Chott Boul et comparaison avec des données d'Andrews (1990) pour *Tyto alba*. Les données de Boomplaas, Makapansgat et du Botswana ne sont pas disponibles.

Chott Boul	% total des incisives digérées	% des incisives supérieures digérées	% des incisives inférieures digérées	% des incisives in situ digérées	% des incisives isolées digérées	% Fémurs digérés	% Total
Digestion:							
légère	24,4	74,1	26,0	13,0	87,0		
légère-moderée	3,2	71,4	28,6	57,1	42,9		
total	27,6	73,8	26,2	18,0	82,0		40,4
Salthouse	26					Salthouse	32
Wookey	9					Wookey	20
autres	5					autres	11
Namibie	9,3					Namibie	16,1



Figs 2—4: Incisive supérieure de Gerbillinae des pelotes d'effraie de Chott Boul montrant une digestion de type légère à modérée avec une attaque uniforme de l'émail en surface et au contact de ce dernier avec la dentine (x 11). Détail de la photo précédente montrant des craquelures longitudinales à la surface de l'émail (x 43). Cette zone, normalement couverte par l'os maxillaire est celle où se forme l'émail et cette zone peut être plus sensible aux attaques acides de la digestion. Exemple d'incisive supérieure des pelotes d'effraie de Chott Boul montrant un stade de digestion légère (selon Fernandez-Jalvo & Andrews 1992) (x 8).

échantillons confondus, $N = 5$: 36,40–70,62 %) est très large, les valeurs les plus basses étant obtenues pour l'assemblage de Boomplaas. Pour les pelotes de *T. alba* d'Europe et du Moyen-Orient, l'intervalle de variation du pourcentage de représentation est compris entre 30,2 et 71,2 selon Andrews (1990). Les pourcentages de représentation des os longs, supérieurs aux autres, semblent traduire la plus grande résistance des ces derniers à l'attaque des sucs digestifs. Andrews (1990) compare deux sites de nidification avec les autres et ne trouve pas de différence majeure dans la représentation des éléments squelettiques, ce qui semble aussi être le cas ici.

On trouve dans l'assemblage de Chott Boul, une très bonne conservation des éléments osseux crâniens, ce qui facilite la détermination des proies. Le bon état général de préservation des restes osseux dans les pelotes d'effraie explique l'intérêt particulier que portent les mammalogistes vis à vis de ces dernières, puisque l'on retrouve la plupart des micromammifères présents sur le territoire de chasse de l'oiseau. Ceci permet de plus une étude de la conservation différentielle des proies dans les pelotes ainsi qu'une étude systématique au niveau spécifique qui a été entreprise (Bruderer 1996, in prep.). L'appartenance taxonomique, qui implique des structures anatomiques particulières, induit également des taux de fracturation préférentiels. Ainsi, les crânes de gerboise, *J. jaculus*, sont quasiment intacts, ce sont des crânes robustes qui résistent apparemment mieux que les crânes de gerbilles plus fragiles, ce qui a déjà été montré par Denys et al. (1996). De même le crâne de *T. arenarius* résiste bien tout comme c'était le cas pour un autre Gerbillinae très robuste et de grande taille d'Afrique du Nord appartenant au genre *Meriones* (Denys et al. 1996). Aucun crâne cependant n'est pas réellement intact, ce qui avait déjà été signalé par Andrews (1990). Le degré de fragmentation des éléments osseux varie en fonction de la nature et de la structure de ces derniers. Ainsi, le pelvis et la scapula, bien que très représentés, sont fortement cassés, ce qui confirme les conclusions de Denys (1985) expliquant que ces os étant plus plats et de mince épaisseur sont donc plus fragiles aux contraintes mécaniques et chimiques. Les pelotes de Chott Boul, avec un pourcentage de préservation de 73,4 %, sont situées dans l'intervalle défini par Andrews (1990) pour les différentes *T. alba* qu'il a étudiées. Si l'on compare avec les valeurs obtenues par Andrews (1990) concernant les proportions d'os complets dans des assemblages de *T. alba* provenant d'aires de repos par rapport à deux assemblages de nids, on observe que dans ces derniers, y compris Chott Boul, le pourcentage d'os entiers est un peu plus faible.

La valeur du pourcentage d'incisives digérées de l'assemblage de Chott Boul est assez élevée par comparaison avec les valeurs obtenues par Andrews (1990) pour les différents assemblages de *T. alba* qu'il a étudiés (soit 0–5 %). Par contre, si l'on compare avec les valeurs obtenues pour les deux nids étudiés par Andrews (1990), on trouve des valeurs similaires à celles de Chott Boul, avec 26 % pour Salthouse et 9 % pour Wookey Hole. Les résultats obtenus pour la digestion des incisives supérieures et inférieures sont en accord avec ceux de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) qui attribuent le plus grand degré de digestion des incisives supérieures à une fréquence plus importante de cassures du maxillaire, ce dernier étant moins robuste que la mandibule. De plus, le maxillaire est un os beaucoup plus poreux que la mandibule et moins compact, ce qui permet des attaques plus importantes des sucs digestifs. Dans le cas des gerbilles, l'incisive supérieure montre une strie sur la région

antérieure qui pourrait être à l'origine d'une plus grande fragilité à cause d'une épaisseur plus faible de l'émail dans cette zone. D. C. Kalthoff (comm. pers.) confirme que l'émail est plus fin dans la zone de la strie chez *Gerbillus*.

Toutefois, le pourcentage de digestion tant sur les incisives que sur les fémurs de Chott Boul est élevé par rapport aux autres données de *T. alba* (d'après les catégories fixées par Andrews). Ceci peut s'expliquer de deux manières. D'une part, les grades de digestion des incisives de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992) ont été définis à partir des restes de campagnols Arvicolinae européens qui constituent la majorité des restes retrouvés dans les pelotes de rapaces d'Europe. Or, en Afrique Saharo-Sahélienne, ce rôle dominant est tenu par les Gerbillinae et il y a parfois des problèmes pour attribuer précisément les grades surtout sur les dents, comme en témoigne la nécessité de distinguer une catégorie distincte dans cette étude. En effet, chez les Gerbillinae et certains Muridae, les molaires sont à croissance limitée. La couronne est plutôt basse (brachyodontie) et l'émail invaginé dans l'épaisseur de la couronne forme une couche superficielle continue d'émail interrompue par des îlots de dentine. Les racines constituées de dentine sont longues et fermées très tôt au cours du développement. En revanche chez les Arvicolinae les molaires ont une croissance prolongée ou continue avec des couronnes hautes, des racines courtes à absentes dont la base reste béante pendant toute la vie de l'animal ou se ferme très tardivement. Sur la couronne de ces derniers, l'émail forme une succession de lames transversales qui s'expriment à la surface occlusale sous forme de triangles dont l'émail est plus fin sur les bords et est souvent interrompu sur le sommet. Ces différences de structure morphologique ont été associées à des différences de composition chimique et notamment en Mg (Dauphin & Denys 1994) et pourraient être à l'origine d'une meilleure résistance aux sucs digestifs des molaires in situ et isolées de Gerbillinae et Murinae par rapport aux Arvicolinae modernes. Par contre, les incisives des rongeurs de ces trois familles ont la même structure d'émail de type unisériel (Korvenkontio 1934), les différences d'épaisseur de l'émail ne sont pas connues d'autant que la géométrie des molaires et les affleurements d'émail changent avec l'usure dentaire. Cela pourrait permettre d'expliquer l'absence de digestion visible sur les molaires de Chott Boul. Des structures morphologiques différentes peuvent-être à l'origine d'une meilleure résistance de ces derniers à l'attaque des sucs digestifs. Il faut ici noter qu'à priori, les fémurs ont la même structure chez les Gerbillinae que chez les Murinae, or ils sont eux aussi plus fortement digérés à Chott Boul. La différence entre *T. alba* de Chott Boul et les valeurs données par Andrews pour la digestion peut aussi s'expliquer par la présence de jeunes sur le lieu de l'accumulation qui était un site de nidification. Il a été montré par Raczinsky & Ruprecht (1974) qu'il existait une différence de 13 % entre les degrés de préservation des proies des juvéniles et des adultes de *Strix aluco*. Les immatures digèrent plus fortement leurs proies que les adultes (51 % pour les jeunes contre 37 % les adultes). Ces auteurs suggèrent que les jeunes oiseaux feraient une plus grande utilisation de la nourriture, en particulier de ses composants minéraux (sels de calcium et de phosphore) en raison de leur développement intensif durant toute la période où ils demeurent dans le nid. Andrews (1990, p. 33) a d'ailleurs comparé les degrés de digestion des dents entre un échantillon de pelotes d'un nid et de pelotes produites par des adultes à proximité pour deux assemblages de *T. alba* européens. Les niveaux

de digestion des deux échantillons sont semblables mais les pourcentages de dents affectés sont différents. En ce qui concerne le pourcentage de digestion des fémurs, la valeur de Chott Boul est très élevée (40,4 %) mais proche de Salthouse (32 %) et Wookey (20 %) contre 11 % dans les sites de perchoirs de *T. alba*.

Au niveau méthodologique, les différences de morphologie entre les dents de Gerbillinae et d'Arvicolinae semblent expliquer les différences d'aspect des dents digérées par rapport au référentiel d'Andrews (1990) et de Fernandez-Jalvo & Andrews (1992). Il sera donc nécessaire avant d'appliquer cette méthode à des régions montrant des peuplements de rongeurs différents de définir le catalogue exhaustif des différents types de digestion par taxon et par prédateur. On pourrait également améliorer la méthode en séparant les grades respectifs de digestion de l'émail et de la dentine.

Conclusion

Les résultats présentés ici s'ajoutent à la base de données commencée pour les rapaces nocturnes de la catégorie 1, qui comprend selon la classification établie par Andrews (1990) les assemblages les moins modifiés. Outre *T. alba*, on trouve dans cette catégorie d'autres rapaces nocturnes comme *Strix aluco*, *Asio otus*, *Asio flammeus*, *Bubo lacteus*. Ce travail confirme que la chouette effraie est une des espèces les plus appropriées pour une étude sur la diversité des micromammifères d'une région car elle digère plus faiblement des proies que dans le cas des autres espèces des catégories supérieures (et notamment les rapaces diurnes ou les petits mammifères carnivores). En ce qui concerne les mammifères, *T. alba* est considérée comme opportuniste et donc ses proies sont théoriquement représentatives de l'environnement local (Andrews 1990). Cependant, ce travail tend à nuancer l'appellation de consommateur opportuniste car il semble qu'il y ait une préférence dans les pelotes de Chott Boul pour le Murinae *M. huberti* qui est beaucoup moins abondant dans les pièges que dans les pelotes (Bruderer 1996) et pour *G. nanus* qui est de très petite taille. Ceci souligne un biais relatif dans la technique qui consiste à inventorier le contenu des pelotes à des fins écologiques. Il est indispensable de le faire pour retrouver les espèces rares ou qui ne rentrent pas dans les pièges, comme ici pour *J. jaculus* ou *Nannomys* sp., mais les proportions relatives des taxons conservés dans les pelotes ne sont pas à interpréter directement en raison de la conservation différentielle des espèces dans les pelotes et des variations saisonnières du régime alimentaire de la chouette.

De plus, la présence de jeunes dans le site de nidification de Chott Boul montre une tendance nette à la sur fragmentation des éléments squelettiques ainsi qu'un pourcentage plus fort de dents et d'os digérés. Ceci confirme, sans avoir toutefois de valeur statistique, les résultats obtenus par Andrews sur des *T. alba* en Europe. Néanmoins, cela ne semble pas affecter la représentation des éléments squelettiques. Au niveau de la représentation faunique, il serait intéressant de voir si la présence de jeunes au nid modifie cette dernière par rapport à un site de "roosting" (perchoir ou gîte) et si cela n'induit pas une modification de la sélectivité des proies. D'autres données seront nécessaires pour compléter ces résultats.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Laurent Granjon (MNHN) et François Colas (CIRAD) du programme BLM pour avoir organisé la mission en Mauritanie et permis la récolte et la mise à disposition de ce matériel. Laurent Granjon ainsi que Jean-Denis Vigne (MNHN), Yolanda Fernandez-Jalvo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid) et Danièle C. Kalthoff (Palaeontological Institut Bonn) doivent être remerciés pour leur lecture attentive du manuscrit et leurs suggestions. Les photos au microscope électronique à balayage sont l'oeuvre de Madame Christiane Chancogne-Weber (Laboratoire de Paléontologie du Muséum).

Résumé

L'inventaire taxonomique et taphonomique d'un matériel abondant et très bien préservé d'un site de nidification de *Tyto alba* en Mauritanie apporte des données supplémentaires pour la connaissance des assemblages de pelotes de régurgitation en Afrique occidentale en zone sahélienne. Les résultats de ce travail confirment les travaux précédents, la présence de jeunes au nid étant caractérisée par un pourcentage de fragmentation et de digestion plus élevés.

Références

- Andrews, P. (1990): Owls, Caves and Fossils. — Natural History Museum Publications, London, 231 p.
- Bruderer, C. (1996): Analyse taphonomique et systématique des proies contenues dans les pelotes de réjection d'une chouette effraie africaine (Mauritanie). — Mém. Maitrise Biol. Populations et des Ecosystèmes, Paris VI, non publié, 1–34.
- Denys, C. (1985): Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouettes du Botswana (Afrique australe). — Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris 7 (4): 879–933.
- Denys, C. (1986): Le gisement Pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est): Analyse taphonomique des assemblages de microvertébrés. — Palaeontographica, Abt. A, 194: 1–3, 69–98.
- Dauphin, Y. & C. Denys (1994): Teneurs en Mg de la dentine et mode de croissance des dents, le cas des rongeurs et des Lagomorphes. — C. R. Acad. Sci. Paris, 318, II: 705–711.
- Denys, C., Y. Fernandez-Jalvo & Y. Dauphin (1995): Experimental taphonomy: preliminary results of the digestion of micromammals bones in the laboratory. — C. R. Acad. Sci. Paris, T-321, ser. IIa: 803–809.
- Dodson, P. & D. Wexlar (1979): Taphonomic investigation of owl pellets. — Paleobiology 5: 275–284.
- Fernandez-Jalvo, Y. & P. Andrews (1992): Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. — J. Archaeol. Sci. 19: 407–428.
- Fernandez-Jalvo, Y., C. Denys, P. Andrews, Y. Dauphin & L. Humphrey (1998): Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). — J. Human Evol. 34: 137–172.
- Korvenkontio, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne: Histologisch-Phyletische Studie. — Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn., Vanamo (Helsinki) 2: 1–274.
- Raczynski, J. & A. L. Ruprecht (1974): The effect of digestion on the osteological composition of owl pellets. — Acta Ornithologica XIV, 2: 25–38.
- Wilson, R. J., M. P. Wilson & C. H. Fry (1988): The Birds of Africa. Tytonidae, p. 105–110, vol. 3. — Academic Press, London.

Cécile Bruderer, Christiane Denys, Laboratoire de Zoologie, Mammifères & Oiseaux, M.N.H.N., 55, rue Buffon 75005 Paris — France. denys@mnhn.fr

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 259–273	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, with description of some advertisement calls

Jörn Köhler & Stefan Lötters

Abstract. An annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, is provided. The list is based on the compilation of literature data as well as on own fieldwork carried out in January 1998 at the town of Cobija and its vicinity. The species *Bufo castaneoticus*, *Epipedobates hahneli*, *Leptodactylus didymus* and *Vanzolinius discodactylus* are recorded for the first time from Bolivian territory. The comparatively low number of amphibian species known from the region rather reflects inadequate investigation efforts than actually a low species diversity. In addition, the advertisement calls of five anuran species are described and illustrated.

Key words. Amphibia, Anura, *Bufo castaneoticus*, *Epipedobates hahneli*, *Leptodactylus didymus*, *Vanzolinius discodactylus*, first records, species list, advertisement calls, Amazonia, Pando, Bolivia.

Introduction

Herpetological research activities in Bolivia increased remarkably in recent years. Investigated areas mainly include the northern lowlands of the Departamento Santa Cruz (e.g., De la Riva 1993; Köhler & Böhme 1996), the Yunga region (e.g., De la Riva 1992, 1994; Köhler et al. 1995a) and adjacent Andean dry-valley habitats (e.g., Harvey 1994; Köhler et al. 1995b), and the southern Beni savannahs (Reichle 1997). In contrast, the knowledge of the herpetofauna of Bolivia's northernmost Amazonian regions, namely the Departamento Pando, is still very poor. The only available distribution data referring to amphibian species were published by Heyer (1970; 1994), Fugler (1984), De la Riva (1990) and De la Riva et al. (1996). In addition, Aparicio (1992) listed species found in the Reserva Manuripi-Heath, but several of them with incomplete and some with questionable identifications. Compiling the amount of published data, only 29 amphibian species are known from the Departamento Pando. When comparing with species lists from nearby Amazonian sites in Peru (e.g., Rodríguez & Cadle 1990; Duellman & Thomas 1996), it becomes obvious that such a low number of species presently reported from the Departamento Pando rather reflects inadequate investigation efforts.

In January 1998 we were able to search for amphibians in the town of Cobija, capital of the Departamento Pando, and its vicinity. The objectives of this paper are to (1) provide a preliminary list of amphibian species recorded from the Departamento Pando; (2) comment on certain species found by us and reported in the literature; (3) describe the advertisement calls of five anuran species.

Material and methods

The study site Cobija is located within the south-western Amazonian basin (at approximately 11° 00' S / 68° 45' W) exhibiting a semi-humid climate. A dry season is recognisable from May to August. Mean annual precipitation is 1855 mm, with a mean annual temperature of approximately 26.0 °C (mean values from 1986 to 1995, taken at Cobija airport). Between 13 and 19 January 1998 collecting at Cobija and its vicinity was done randomly at sites which were (a) found to be adequate for frogs (e.g., ponds, swamps), (b) more or less easily accessible (e.g., forest trails), and (c) sites where frogs were heard calling. In total, we searched about 12 person days (compare Duellman & Mendelson 1995). Areas studied included the following habitat types: (a) open habitats with cleared vegetation; (b) secondary growth, bush, and scrubby vegetation; (c) forest swamp; (d) disturbed primary forests. Undisturbed primary rain-forest was not accessible due to limited sampling time. The elevational range of studied sites varied between 200 and 300 m above sea level.

Measurements of specimens were taken with dial callipers to the nearest of 0.1 millimetre (mm). Snout-vent length is abbreviated SVL. Descriptions of coloration in life were done after colour slides and field notes. Geographic positions were obtained using a Magellan 3000 XL GPS receiver. Air and water temperatures were measured with a Greisinger GTH 215 digital thermometer. Frog calls were recorded using an Aiwa HS-F150 tape recorder, a Sennheiser Me-80 directional microphone, and TDK MA60 cassettes. Recordings were analysed using a Medav Mosip-3000 sound spectrograph and Spekro 4.4 (version 1996) software. Spectrograph settings for frequency and time ranges and resolutions were chosen according to the essential structural parameters to be measured for the calls of each species. Spectrograms and oscillograms of representative calls are provided (FFT width 512). Terminology of call description follows Heyer et al. (1990). Repetition rates were calculated according to method B of Scoville & Gottlieb (1978). Families, genera and species are listed in alphabetical order. Collected specimens are deposited in the Colección Boliviana de Fauna (CBF), La Paz, and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK), Bonn. Specimens from the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) were used for comparisons.

Notes on recently collected specimens and description of advertisement calls

In the following we comment on certain species recently collected by us. We describe the advertisement calls of five species for which call data were not available before, at least from Bolivian populations. Numerical parameters of the calls described are summarised in Table 1.

Bufo castaneoticus Caldwell, 1991

Bufo castaneoticus was described from the Rio Xingu, Pará, Brazil (Caldwell 1991). Thus far, this toad has not been reported from other localities, although Hoogmoed (in litt., 24 February 1998) provided information that it is widely distributed in the lower Amazon basin. In external characters the Cobija population (Fig. 1) generally coincides with the data provided by Caldwell (1991) and topotypic material examined by us (MZUSP A67188, A67196). Cobija specimens exhibit the following main characters: small size (SVL of two females 34.3 and 38.5 mm; SVL of four males 35.3–37.7 mm); supratympanic crests not enlarged; neural crests of vertebrae absent; body lacking lateral rows of enlarged tubercles; dorsal skin in males smooth, that of females tubercular. Principal differences to topotypic *B. castaneoticus* refer merely to the bony protrusions at angles of jaws (being slightly larger in the Cobija population), and proportions of tubercles on hands and feet. In all six specimens of the Cobija population the thenar tubercle is about half size of the palmar tubercle (versus one third in topotypic material examined by us and the type series according

Table 1: Summary of numerical parameters of the advertisement calls of five anuran species recorded at Cobija, Departamento Pando, Bolivia (mean \pm SD, range in parentheses).

	<i>Bufo castaneoticus</i>	<i>Colostethus</i> sp. A (?)	<i>Epipedobates hahneli</i>	<i>Phyllomedusa palliata</i>	<i>Leptodactylus didymus</i>
air temperature [°C]	26.0	28.0	26.9	25.5	26.5
individuals analysed	1	1	1	1	2
calls analysed	17	10	26	6	23
notes per call	9.1 \pm 1.1 (7–12)	2.0 \pm 0.0 —	1.0 \pm 0.0 —	1.0 \pm 0.0 —	1.0 \pm 0.0 —
call duration [ms]	204.2 \pm 25.6 (180–273)	121.4 \pm 3.2 (116–127)	17.2 \pm 1.9 (15–19)	26.2 \pm 3.1 (23–32)	117.6 \pm 10.5 (97–140)
note duration [ms]	10.5 \pm 3.8 (5–20)	39.2 \pm 4.9 (31–48)	17.2 \pm 1.9 (15–19)	26.2 \pm 3.1 (23–32)	117.6 \pm 10.5 (97–140)
notes/minute	2647.9 \pm 86.7 (2500–2775)	441.5 \pm 118.6 (214–560)	513.7 \pm 17.8 (506–540)	47.9 \pm 32.7 (13–98)	133.8 \pm 7.2 (122–141)
dominant frequency range [Hz]	900–2600	4000–4900	3700–5600	850–5200	630–1320
dominant frequency [Hz]	1650	4450	4560	1580	780
calls pulsed	+	+	—	+	—



Fig. 1: Male of *Bufo castaneoticus*.

to Caldwell [1991]) and the inner metatarsal tubercle is approximately two times as large as the outer (versus three times in topotypic material). For these reasons, we conclude that the name *B. castaneoticus* is principally applicable to the Cobija population. However, this allocation is tentative because thus far no other record of *B. castaneoticus* is known from the upper Amazon basin and hence it cannot be excluded that the Cobija population represents an undescribed species. According to Hoogmoed (1990), *B. proboscideus* is a western Amazonian taxon. Caldwell (1991) discussed its relationship to *B. castaneoticus* and noted that *B. proboscideus* is considerably larger.

Four males called at night from a small water-filled hole in the ground (diameter approximately 15 cm) within primary forest. Females were also present in the hole and one amplexant pair was collected. The advertisement call (Fig. 4; mean call duration 204.2 ms) was a group of 7 to 12 notes (mean note duration 10.5 ms), repeated in regular intervals (2647.9 notes/minute). The notes (equals pulse groups sensu Schneider & Sinsch [1991]) were pulsed, mostly consisting of only one pulse at the beginning of the call and having up to four pulses at the end of the call. Call energy was distributed between 900 and 2600 Hz, with a dominant frequency of 1650 Hz. Calls were emitted in call groups consisting of 2 to 5 calls. Compared with calls of Bolivian members of the *Bufo margaritifer* complex published by De la Riva et al. (1996) and Köhler et al. (1997), the call of *B. castaneoticus* differs by having shorter call and note duration, higher note repetition rate within the call (equals pulse groups/minute) and a higher dominant frequency.

Bufo species A (*margaritifer* complex)

Toads generally referred to *Bufo margaritifer* (= *B. "typhonius"*) comprise a complex of species (e.g., Hoogmoed 1990). The author recognised seven species (*B. acutirostris*, *B. ceratophrys*, *B. dapsilis*, *B. margaritifer*, *B. nasicus*, *B. proboscideus*, and *B. roqueanus*) but emphasized that the complex needs further revision and that several species will have to be described. In addition, Caldwell (1991) named *B. castaneoticus* and La Marca & Mijares-Urrutia (1996) redescribed *B. sternosignatus*. Others (e.g., Reynolds & Foster 1992; Duellman & Mendelson 1995) identified species but desisted from assigning names to them unless the whole *B. margaritifer* complex will be revised. We follow this procedure for a member of the complex collected at Cobija (Fig. 2). Two adult males of this population exhibit the following characters (generally following the standards of Duellman & Mendelson [1995]): (1) SVL 41.7 and 44.5 mm; (2) snout pointed in dorsal view, protruding beyond margin of lip, pointed above, and slightly curved posteroventrally in profile; (3) nostrils protuberant at point anterior to anterior margin of lower jaw; (4) canthal crest not elevated; supraorbital and supratympanic crests continuous; (5) tympanum round, distinct, 58 and 62 % diameter of eye; (6) bony protrusion at angle of jaws small; (7) neural crests of vertebrae barely protruding or absent; (8) parotoid glands triangular or kidney-like, protruding laterally, incorporated into lateral row of tubercles; (9) lateral row of conical tubercles present; (10) skin on dorsum tubercular; (11) skin on dorsal surfaces of limbs spinous; (12) first and second finger equal in length; (13) palmar tubercle large, ovoid, two times size of subtriangular thenar tubercle; (14) inner metatarsal tubercle rounded, four times size of outer rounded



Fig. 2: Male of *Bufo* sp. A (*margaritifer* complex).

metatarsal tubercle; (15) moderate webbing on foot: I 1–2 II 1–2⁺ III 2–3^{1/2} IV 3^{1/2}–1⁺ V; (16) vocal slits and nuptial excrescences present. In life, all dorsal surfaces had an irregular pattern of light and dark brown with a light brown middorsal line; one individual had few black markings on the dorsum and greyish markings below and behind eye; dorsolateral tubercles were reddish white to reddish brown; posteroventrally and below limbs with numerous greyish-white spots; iris yellow golden with black reticulation.

Previously, members of the *B. margaritifer* complex have been reported from different Bolivian sites, namely from the Departamentos Beni, Cochabamba, La Paz and Santa Cruz (De la Riva 1990; Reynolds & Foster 1992; De la Riva et al. 1996; Köhler et al. 1997). At least three different species of the complex (with exception of *B. castaneoticus*) are distinguishable in Bolivia. Two species inhabit the tropical lowlands and one occurs in perhumid montane rainforests up to 2100 m.

Colostethus trilineatus (Boulenger, 1883)

Morales (1994) referred Bolivian lowland populations of *Colostethus* to *C. trilineatus*. This was followed by De la Riva et al. (1996). We assign the specimens collected in the Cobija region (SVL 16.2 and 17.2 mm) as well as the population reported as *C. marchesianus* by Reichle & Köhler (1996) from Estación Biológica del Beni to *C. trilineatus* only tentatively, because to our opinion taxonomic relationships of *Colostethus* from the Amazon basin have not been sufficiently studied. A single recorded call coincides well with the data provided by De la Riva et al. (1996) for calls of *C. trilineatus* from Cuzco Amazónico, Peru.

Colostethus species A

Among our collection of *Colostethus* a second morphotype (Fig. 3) was recognised. Two specimens (SVL 18.7 and 19.4 mm) are larger than *C. trilineatus* and lack latero-



Fig. 3: *Colostethus* sp. A from the vicinity of Cobija.

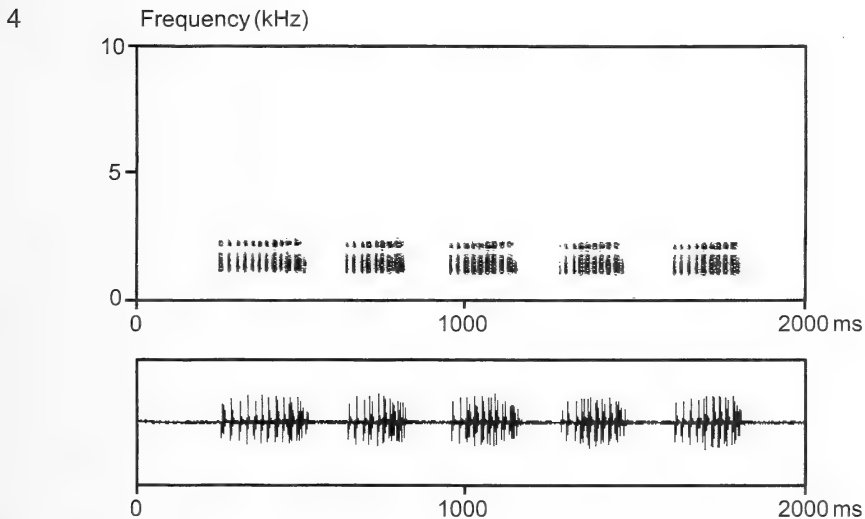
ventral stripes; instead they have white marks. The dorsolateral stripes are broadened behind the head about three times of their posterior width, thus resulting in a scapular hour glass pattern. In life, ventral surfaces were bright yellow. We suggest that these two specimens are most probably not conspecific with *C. trilineatus*. However, information is only insufficient and we therefore desist from assigning a name.

At a forest swamp near Cobija we recorded an advertisement call (Fig. 5) which probably corresponds to this species. However, since we did not see the frog individual calling, we do not assign the calls to *Colostethus* sp. A with certainty. The call (mean call duration 121.4 ms) consisted of two pulsed notes (mean note duration 39.2 ms). Interval duration between the two notes varied from 30 to 41 ms (mean 36.7 ± 3.1). Notes were repeated with a rate of 441.5 notes/minute. Call energy was distributed between 4000 and 4900 Hz, with a dominant frequency of 4450 Hz. The second note was always slightly higher in frequency than the first note of the call (ca. 100 Hz difference). Compared with calls of *C. trilineatus* from Cuzco Amazónico, Peru (De la Riva et al. 1996) and from Cobija (own data) our recordings mainly differ by having longer note duration and lower dominant frequency (4450 versus 5400 Hz). However, the general structure of the call is similar in both species.

***Epipedobates hahneli* (Boulenger, 1883)**

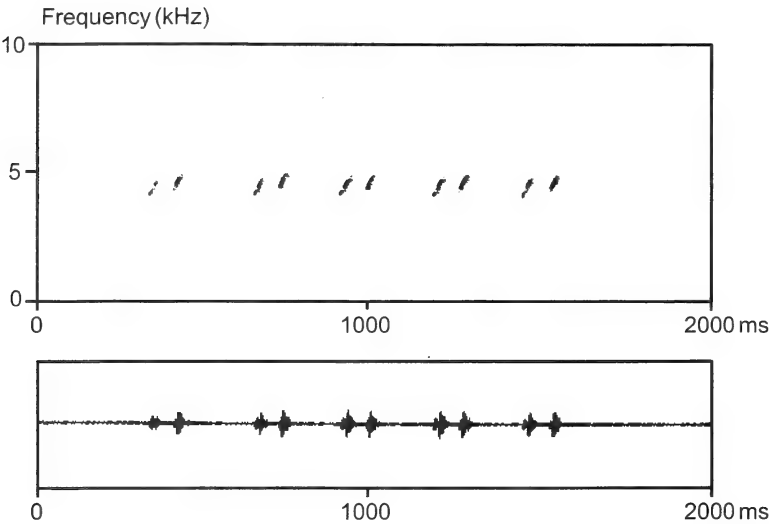
Specimens from the vicinity of Cobija coincide well morphologically with the description provided by Haddad & Martins (1994). De la Riva et al. (1996) already mentioned the presence of *E. hahneli* in Bolivia, but this was based on calls only, heard at Nareuda, Departamento Pando. Thus, we provide the first vouchers record of *E. hahneli* for Bolivia.

Advertisement calls (Fig. 6) were recorded in the late afternoon of 18 January 1998. Males called from bushes at approximately 0.2–1.5 meters height in disturbed primary forest. The calls consisted of single non-pulsed notes (mean note duration 17.2 ms), repeated in regular intervals (513.7 notes/minute). Call energy was mainly distributed between 3700 and 5600 Hz, with a dominant frequency of 4560 Hz. Calls of *E. hahneli* from Presidente Figueiredo, Amazonas, Brazil (Haddad & Martins 1994) as well as from Cuzco Amazónico, Peru (De la Riva et al. 1996) show lower note repetition rates and higher values in dominant frequency, whereas the note duration is very similar to the calls recorded by us. Haddad & Martins (1994) considered the population from Panguana, Peru, described by Schlüter (1980) to represent *E. hahneli*. The dominant frequency in our recordings is similar to those described by Schlüter (1980), but note duration in specimens from Panguana is much longer, thus resembling calls of *E. pictus* from Mataracú (own data), Prov. Ichilo, Depto. Santa Cruz, Bolivia (a site not far from the type locality of *E. pictus*). However, specimens that are morphologically similar to *E. pictus* sensu Haddad & Martins (1994) were recently recorded from Balta, south-eastern Peru (Duellman & Thomas 1996). Therefore, it is suggested that *E. hahneli* and *E. pictus* broadly occur in sympatry within the upper Amazon Basin of southern Peru and northern Bolivia (see also De la Riva et al. 1996). As Haddad & Martins (1994) and Lötters et al. (1997) already suggested, bioacoustic data also support the possibility that more than one species is involved under the name *E. hahneli*.

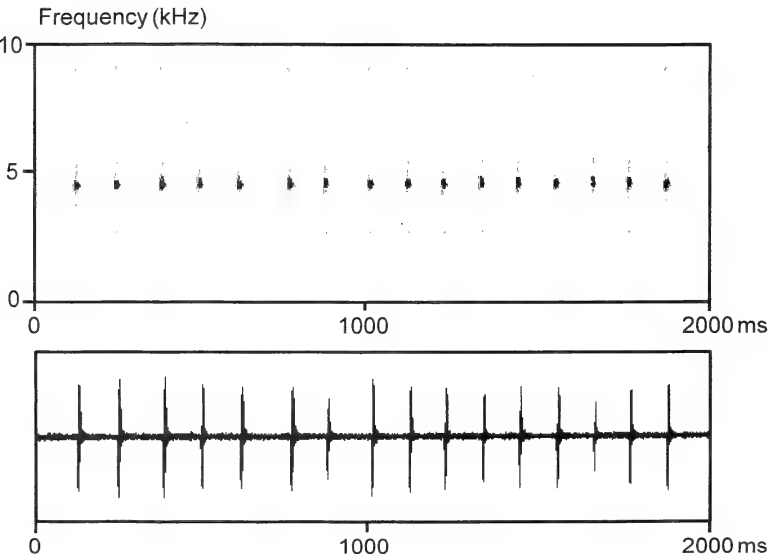


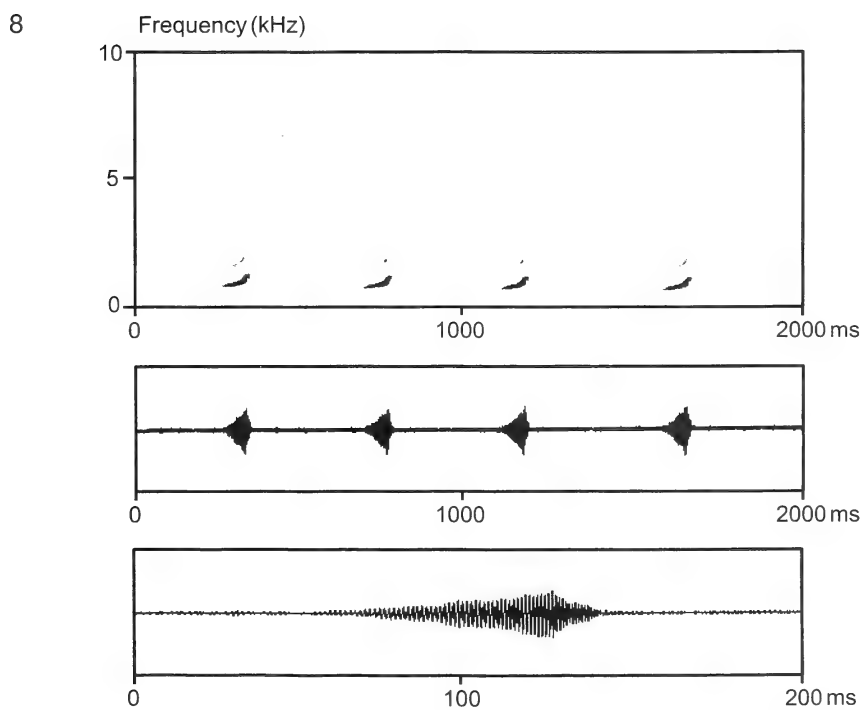
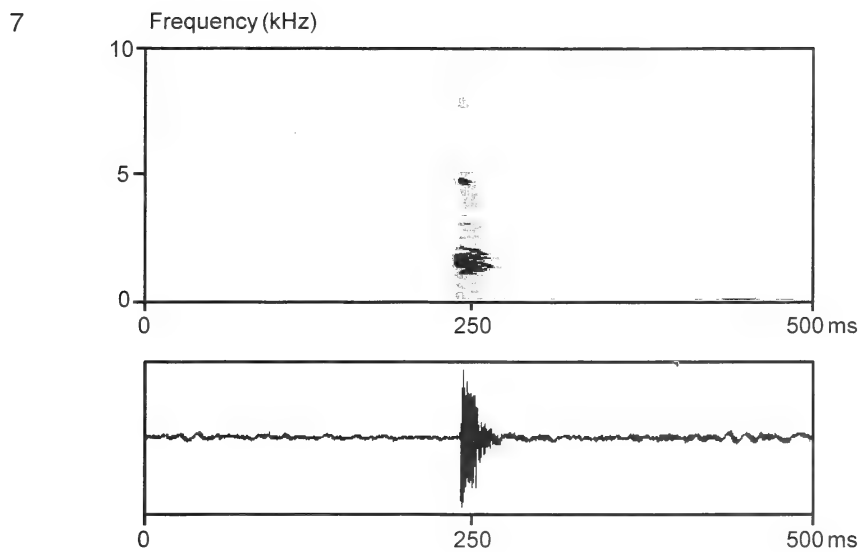
Figs 4–8: Audiospectrograms and oscillograms of characteristic advertisement calls. Fig. 4 *Bufo castaneoticus*; Fig. 5 *Colostethus* sp. A (?); Fig. 6 *Epipedobates hahneli*; Fig. 7 *Phyllomedusa pallicornis*; Fig. 8 *Leptodactylus didymus*.

5



6





Hyla species A

This small species of *Hyla* seems to be related to *H. leali* but is distinguished by morphological characters and advertisement call. The taxonomic status of this population will be the subject of a forthcoming paper.

Phyllomedusa palliata Peters, 1872

Our specimens represent the second record of *P. palliata* from Bolivian territory (compare Reichle & Köhler 1996). The advertisement call (Fig. 7) was recorded on 19 January 1998. Several males called from grassy vegetation around a pond in open habitat. Advertisement calls consisted of single notes (mean note duration 26.2 ms) and were emitted isolated or in call groups containing two calls. Within these call groups notes were repeated with a mean interval of 583 ms. Call energy was mainly distributed between 850 and 5200 Hz, with a dominant frequency of 1700 Hz. Notes are indistinctly pulsed. Duellman & Pyles (1983) provided data of calls of *P. palliata* from Santa Cecilia, Ecuador. In comparison to calls of the Bolivian population, they are similar in note duration, note repetition rate and frequency. However, Duellman & Pyles (1983) obviously did not observe two-note call groups as described above.

Phyllomedusa species A

This unnamed species is a member of the *P. tarsi* group probably being described by D. C. Cannatella and R. I. Crombie (see Duellman & Salas 1991). It is also known from southern Peru and western Brazil. Its advertisement call was recently described by De la Riva et al. (1995). The record of *Phyllomedusa boliviana* from the Reserva Manuripi-Heath (Aparicio 1992) most probably corresponds to this species.

Leptodactylus didymus Heyer, García-Lopez & Cardoso, 1996

This recently described species was commonly heard in the town of Cobija. Males called from under logs and in grassy open vegetation. *Leptodactylus didymus* is morphologically indistinguishable from *L. mystaceus*, a species also occurring in Bolivia. The two species differ only by their advertisement calls (Heyer et al. 1996). Our advertisement call recordings from Cobija have the following parameters: calls consisted of single notes (mean note duration 117.6 ms), repeated with a rate of 122–141 notes/minute; frequency modulated from 630 to 1320 Hz, with a dominant frequency of 780 Hz; harmonic structures present; calls without terminal drop in frequency; calls not distinctly pulsed. These parameters coincide well with calls of *L. didymus* from Xapuri, Acre, Brazil, and with those from Tambopata, Madre de Dios, Peru (type locality of *L. didymus*) described by Heyer et al. (1996). Especially, the non-pulsed structure of the call (Fig. 8) is characteristic in all three populations. Our specimens represent the first record of *L. didymus* for Bolivia.

Vanzolinius discodactylus (Boulenger, 1883)

Two males (SVL 25.0 and 28.4 mm) were obtained at night in swampy areas of disturbed primary forest. Using Heyer's (1997) standards the specimens can be described as follows: dorsal snout pattern, A; dorsal pattern, C; throat and chest pattern, A and D; belly pattern, C; posterior thigh pattern, B; digit tip dorsal outline,

A (not expanded). The obtained specimens represent the southernmost record for the species as well as the first record for Bolivia.

Comments on previous records

Our compilation of own data and literature records resulted in a preliminary list of amphibian species known from the Departamento Pando, Bolivia (Table 2). However, some of the former records from that region deserve remarks.

Those of *Bufo paracnemis* and *Hyla nana* reported by Fugler (1984) from 25 km south of Cobija are questionable and possibly the result of misidentifications. These species are otherwise known to inhabit semi-deciduous forests and dry areas from eastern Bolivia south-east to Argentina, Paraguay, south-eastern Brazil, and Uruguay (Frost 1985). For that reason they do not appear in our account. The record of *Leptodactylus ocellatus* from the Reserva Manuripi-Heath (Aparicio 1992) most likely corresponds to one of the similar species *L. macrosternum* or *L. chaquensis*. *Leptodactylus ocellatus* seems to be restricted to eastern South America, mainly the Río Paraná river system (e.g., Gallardo 1964; Cei 1962). Therefore, we tentatively include *Leptodactylus* sp. A in our list. Aparicio (1992) based the record of *Epipedobates trivittatus* on call recordings only. The presence of this species in the region is very probable since it is known to inhabit a wider range within the Amazon basin (e.g., Silverstone 1976). Nevertheless, as long as no voucher specimens become available we regard the presence of species in Bolivia as tentative. The record of *Hyla rossalleni* for the Departamento Pando (De la Riva 1990) was based on misidentified specimens (see De la Riva & Duellman 1997) and therefore it is excluded from the list. We also do not include four species of the genus *Leptodactylus* and four species of *Eleutherodactylus* listed without specific identifications by Aparicio (1992). However, we are well aware that *E. fenestratus* is not the only species of the genus occurring in northern Bolivia.

De la Riva (1990) mentioned a record of *Bolitoglossa altamazonica* from the Departamento Pando referring to Wake et al. (1982). This citation is in error. Wake et al. (1982) merely refer to Bolivian material from the Departamento Cochabamba. Nevertheless, *B. altamazonica* or a related unnamed species can be expected to occur within the Departamento Pando due to the distribution records known from these salamanders (Wake et al. 1982).

Thus far known, no gymnophione species has been reported from the Departamento Pando, although the presence of this order is expectable since several species are known to occur within the Amazon basin.

Table 2: Preliminary list of amphibian taxa known to occur in the Departamento Pando, Bolivia.

Taxon	References
Bufo	
<i>Bufo marinus</i>	Aparicio (1992), CBF 3303, ZFMK 66774
<i>Bufo castaneoticus</i>	CBF 3327-28, ZFMK 67125-128
<i>Bufo</i> sp. A. (<i>margaritifer</i> complex)	Aparicio (1992), ZFMK 66821-822
Dendrobatidae	
<i>Colostethus trilineatus</i>	De la Riva et al. (1996), ZFMK 66791-792
<i>Colostethus</i> sp. A	ZFMK 66793-794
<i>Epipedobates hahneli</i>	De la Riva et al. (1996), ZFMK 66809-810
<i>Epipedobates trivittatus</i> ¹	Aparicio (1992)
Hylidae	
<i>Hyla acreana</i>	CBF 3315-3316, ZFMK 66805-808
<i>Hyla calcarata</i>	Aparicio (1992)
<i>Hyla fasciata</i>	Fugler (1984), CBF 3317, ZFMK 67143-144
<i>Hyla granosa</i>	De la Riva (1990), CBF 3314, ZFMK 66820
<i>Hyla lanciformis</i>	Fugler (1984), CBF 3304-06, ZFMK 66776-777
<i>Hyla leucophyllata</i>	Fugler (1984), ZFMK 66789
<i>Hyla marmorata</i>	CBF 1271-80
<i>Hyla minuta</i>	Fugler (1984), ZFMK 66790
<i>Hyla parviceps</i>	ZFMK 67149-152
<i>Hyla punctata</i>	Fugler (1984), ZFMK 66813
<i>Hyla riveroi</i>	ZFMK 67145-148
<i>Hyla</i> sp. A	CBF 3323-26, ZFMK 67119-124
<i>Osteocephalus lepieurii</i>	Aparicio (1992)
<i>Phrynohyas venulosa</i>	Aparicio (1992), CBF 3307, ZFMK 66775
<i>Phyllomedusa palliata</i>	CBF 3320, ZFMK 66778-780
<i>Phyllomedusa</i> sp. A	ZFMK 66781
<i>Scinax chiquitanus</i>	CBF 3308-09, ZFMK 66800-804
<i>Scinax garbei</i>	CBF 3318, ZFMK 66812
<i>Scinax ruber</i>	Fugler (1984), CBF 3310-11, ZFMK 66817-819
<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>	Fugler (1984), ZFMK 66811
Leptodactylidae	
<i>Adenomera andreae</i>	ZFMK 66814
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	Aparicio (1992), ZFMK 66783-784
<i>Leptodactylus bolivianus</i>	De la Riva (1990), Aparicio (1992)
<i>Leptodactylus didymus</i>	CBF 3313, ZFMK 66782
<i>Leptodactylus elenae</i>	Aparicio (1992)
<i>Leptodactylus leptodactylodes</i>	Heyer (1994)
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	Aparicio (1992), CBF
<i>Leptodactylus petersii</i>	Heyer (1994)
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	Heyer (1994)
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	Aparicio (1992)
<i>Leptodactylus</i> sp. A ²	Aparicio (1992)
<i>Eleutherodactylus fenestratus</i>	ZFMK 66795-799
<i>Vanzolinius discodactylus</i>	ZFMK 66815-816
Microhylidae	
<i>Elachistocleis bicolor</i> ³	ZFMK 66785-786
<i>Hamptophryne boliviana</i>	CBF 3319, ZFMK 66787-788

¹ record based on call recordings only, no voucher specimen available.² reported as *L. ocellatus* by Aparicio (1992), supposed to represent *L. macrosternum* or *L. chaquensis*.³ there is much taxonomic confusion concerning the two species names *bicolor* and *ovalis* within the genus *Elachistocleis* (see Frost 1985). Like De la Riva et al. (1996) and Reichle & Köhler (1998) formerly did for Bolivian populations, we assign our specimens with uniformly yellow venter to *E. bicolor*.

Remarks

Our compilation resulted in a list of only 42 anuran species known from the Departamento Pando, Bolivia. Compared with species lists of sites within the Amazon basin of southern Peru this number is rather low. For example, 72 anuran species are known from Cocha Cashu (Rodríguez & Cadle 1990; Rodríguez 1992), 63 species from Cuzco Amazónico (Duellman & Salas 1991), and 55 species from Balta (Duellman & Thomas 1996). All these represent single but well investigated sites of limited expanse. There is no doubt that actually more amphibian species inhabit the vast area of the Bolivian Departamento Pando. Hence, we suggest that the present state of knowledge is the result of insufficient investigation efforts only. Even our short term random sampling at Cobija was too limited, and for instance did not cover undisturbed primary forest as an important habitat type, to receive at least a contiguous inventory of the area. Many species known from adjacent regions are expectable to occur in the northernmost part of Bolivia and will surely be discovered if further investigations will take place. Well managed research programs are recommended to seize and protect the amphibian species diversity of Bolivia's Amazonian environments.

Acknowledgements

We thank James Aparicio from the Colección Boliviana de Fauna (La Paz) for his collaboration. Fundación Amigos de la Naturaleza (Santa Cruz), especially through the personal efforts of P. Ibisch and S. Reichle, kindly provided logistic support, working space and facilities. M. S. Hoogmoed provided information on *B. castaneoticus* and P. E. Vanzolini loaned specimens for comparison. G. Peters made useful comments on the manuscript. Field work was funded from grants of the German Academic Exchange Service (DAAD) and "Graduierföhrderung des Landes Nordrhein-Westfalen". For the loan of sound recording equipment we are indebted to Sennheiser electronic KG.

Zusammenfassung

Es wird eine kommentierte Liste von Amphibiennachweisen aus dem Departamento Pando, Bolivien, präsentiert. Die Liste basiert auf der Auswertung von Literaturdaten sowie eigenen Feldarbeiten, die im Januar 1998 in der Umgebung der Stadt Cobija durchgeführt wurden. Die Arten *Bufo castaneoticus*, *Epipedobates hahneli*, *Leptodactylus didymus* und *Vanzolinius discodactylus* werden erstmalig für Bolivien nachgewiesen. Die vergleichsweise geringe Zahl nachgewiesener Amphibienarten in der Region spiegelt eher die unzureichende Erforschung als eine tatsächlich vorhandene geringe Artenvielfalt wider. Zusätzlich werden von fünf Froscharten Anzeigerufe beschrieben und abgebildet, die zuvor, zumindest von bolivianischen Populationen, unbekannt waren.

References

- Aparicio, J. (1992): Herpetofauna. — In: Salm, H. & M. Marconi: Reserva Nacional Amazónica Manuripi-Heath. Programa de reestructuración (Fase II), 113–119. Lidema, La Paz.
- Caldwell, J. P. (1991): A new species of toad of the genus *Bufo* from Pará, Brazil, with an unusual breeding site. — Pap. Avul. Zool. Univ. São Paulo 37 (26): 389–400.
- Cei, J. M. (1962): Mapa preliminar de la distribución continental de las "sibling species" del grupo ocellatus (genero *Leptodactylus*). — Rev. Soc. argent. Biol. 38: 258–265.
- Dela Riva, I. (1990): Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. — Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 8 (1): 261–319.
- Dela Riva, I. (1992): A new species of *Phrynopus* from Bolivia (Anura: Leptodactylidae). — Herpetologica 48: 111–114.

- Dela Riva, I. (1993): Ecología de una comunidad neotropical de anfibios durante la estación lluviosa. — Ph.D. thesis Univ. Complutense, Madrid: 1—365.
- Dela Riva, I. (1994): A new aquatic frog of the genus *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from Bolivian cloud forests. — *Herpetologica* 50: 38—45.
- Dela Riva, I., J. Bosch & R. Márquez (1996): Advertisement calls of two Bolivian toads (Anura: Bufonidae: *Bufo*). — *Herpetol. J.* 6: 59—61.
- Dela Riva, I. & W. E. Duellman (1997): The identity and distribution of *Hyla rossalleni* Goin. — *Amphibia-Reptilia* 18 (4): 433—436.
- Dela Riva, I., R. Márquez & J. Bosch (1995): Advertisement calls of eight Bolivian hylids (Amphibia, Anura). — *J. Herpetol.* 29: 113—118.
- Dela Riva, I., R. Márquez & J. Bosch (1996): Advertisement calls of four microhylid frogs from Bolivia (Amphibia, Anura). — *Am. Midl. Nat.* 136: 418—422.
- Dela Riva, I., R. Márquez & J. Bosch (1996): The advertisement calls of three South American poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae), with comments on their taxonomy and distribution. — *J. Nat. Hist.* 30: 1413—1420.
- Duellman, W. E. & J. R. Mendelson III (1995): Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. — *Univ. Kansas Sci. Bull.* 55 (10): 329—376.
- Duellman, W. E. & R. A. Pyles (1983): Acoustic resource partitioning in anuran communities. — *Copeia* 1983 (3): 639—649.
- Duellman, W. E. & A. W. Salas (1991): Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonico, Peru. — *Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas* 143: 1—13.
- Duellman, W. E. & R. Thomas (1996): Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparison of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. — *Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas* 180: 1—34.
- Frost, D. R. (1985): Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. — Allen Press & ASC, Lawrence, Kansas. 732 pp.
- Fugler, C. M. (1984): Tercera contribución a la fauna herpetológica del oriente boliviano. — *Ecología en Bolivia* 5: 63—72.
- Gallardo, J. M. (1964): Consideraciones sobre *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Anura) y especies aliadas. — *Physic B* 24 (68): 373—384.
- Haddad, C. F. B. & M. Martins (1994): Four species of Brazilian poison frogs related to *Epipedobates pictus* (Dendrobatidae): taxonomy and natural history observations. — *Herpetologica* 50: 282—295.
- Harvey, M. B. (1994): A new species of montane pitviper (Serpentes: Viperidae: *Bothrops*) from Cochabamba, Bolivia. — *Proc. Biol. Soc. Wash.* 107 (1): 60—66.
- Heyer, W. R. (1970): Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). VI. Biosystematics of the *melanonotus* group. — *Contr. Sci. Nat. Hist. Los Angeles Co.* 191: 1—48.
- Heyer, W. R. (1994): Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). — *Smiths. Contrib. Zool.* 546: 1—124.
- Heyer, W. R. (1997): Geographic variation in the frog genus *Vanzolinius* (Anura: Leptodactylidae). — *Proc. Biol. Soc. Wash.* 110 (3): 338—365.
- Heyer, W. R., J. M. García-Lopez & A. J. Cardoso (1996): Advertisement calls in the *Leptodactylus mystaceus* species complex (Amphibia: Leptodactylidae) with a description of a new sibling species. — *Amphibia-Reptilia* 17: 7—31.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. da Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson (1990). Frogs of Boracéia. — *Arq. Zool. São Paulo* 31: 237—410.
- Hoogmoed, M. S. (1990): Biosystematics of South American Bufonidae, with special reference to the *Bufo "typhonius"* group. — In: Peters, G. & R. Hutterer: *Vertebrates in the tropics*, 113—123. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- Köhler, J. & W. Böhme (1996): Anuran amphibians from the region of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in northeastern Bolivia, with a note on the gender of *Scinax* Wagler, 1830 (Hylidae). — *Rev. fr. Aquariol. Hépetol.* 23 (3/4): 133—140.

- Köhler, J., L. Dirksen, P. L. Ibisch, G. Rauer, D. Rudolph & W. Böhme (1995): Zur Herpetofauna des Sehuenas-Bergregenwaldes im Carrasco-Nationalpark, Bolivien. — Herpetofauna 17 (96): 12–25.
- Köhler, J., P. L. Ibisch, L. Dirksen & W. Böhme (1995): Zur Herpetofauna der semi-humiden Samaipata-Region, Bolivien. I. Amphibien. — Herpetofauna 17 (98): 13–24.
- Köhler, J., S. Reichle & G. Peters (1997): Advertisement calls of three species of *Bufo* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from lowland Bolivia. — Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A 562: 1–8.
- La Marca, E. & A. Mijares-Urrutia (1996): Taxonomy and geographic distribution of a northwestern Venezuelan toad (Anura, Bufonidae, *Bufo sternosignatus*). — Alytes 14 (3): 101–114.
- Lötters, S., P. Debold, K. Henle, F. Glaw & M. Kneller (1997): Ein neuer Pfeilgiftfrosch aus der *Epipedobates pictus*-Gruppe vom Osthang der Cordillera Azul in Perú. — Herpetofauna 19 (110): 25–34.
- Morales, V. R. (1994): Taxonomía sobre algunos *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) de Sudamérica, con descripción de dos especies nuevas. — Rev. Esp. Herp. 8: 95–103.
- Reichle, S. (1997): Frösche des Savannengebietes der Estación Biológica del Beni (EBB), Bolivien. Teil I. — Herpetofauna 19 (106): 5–11.
- Reichle, S. & J. Köhler (1996): Erstnachweis von drei Froscharten für Bolivien: *Hyla tritaeniata*, *Phyllomedusa palliata* und *Colostethus marchesianus*. — Herpetofauna 18 (101): 32–34.
- Reichle, S. & J. Köhler (1998): Saisonale und wasserstandsabhängige Rufplatzverteilung von Froschlurchen der südlichen Beni-Savannen, Bolivien. — Salamandra 34: 43–54.
- Reynolds, R. P. & M. S. Foster (1992): Four new species of frogs and one new species of snake from the Chapare region of Bolivia, with notes on other species. — Herpetol. Monogr. 6: 83–104.
- Rodríguez, L. O. (1992): Structure et organization du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. — Rev. Ecol. 47: 151–197.
- Rodríguez, L. B. & J. E. Cadle (1990): A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. — In: Gentry, A. H.: Four Neotropical rainforests, 410–425. Yale Univ. Press, New Haven.
- Schlüter, A. (1980): Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). — Salamandra 16: 149–161.
- Schneider, H. & U. Sinsch (1991): Mating call variation in lake frogs referred to as *Rana ridibunda*. — Z. zool. Syst. Evol. 30: 297–315.
- Scoville, R. & G. Gottlieb (1978): The calculation of repetition rate in avian vocalizations. — Anim. Behav. 26: 962–963.
- Silverstone, P. A. (1976): A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). — Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. 27: 1–53.
- Wake, D. B., A. H. Brame & R. Thomas (1982): A remarkable new species of salamander allied to *Bolitoglossa altamazonica* (Plethodontidae) from southern Peru. — Occas. Pap. Mus. Zool. Louisiana State Univ. 58: 1–21.

Jörn Köhler, Stefan Lötters, Sektion Herpetologie, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany [e-mail: uzsl3b@uni-bonn.de].

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3—4	S. 275—282	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Summer diet of *Podarcis milensis*, *P. gaigeae* and *P. erhardii* (Sauria: Lacertidae)

C. Adamopoulou, E. D. Valakos & P. Pafilis

Abstract. In the present study data on the diet composition of three non sympatric lacertid lizard species of the Aegean archipelago (Greece) are given. The stomach contents of 157 specimens of *Podarcis milensis* (62), *Podarcis gaigeae* (50) and *Podarcis erhardii* (45) were examined for prey remnants. All animals come from Museum collections and were sampled during summer. During this season, *Podarcis milensis* and *Podarcis gaigeae* show a quite similar diet, they both feed mainly on ants, Coleoptera and insect larvae while *Podarcis erhardii* preys on Coleoptera and Orthoptera. The results are discussed together with prey availability data.

Key words. Diet, *Podarcis*, island ecology.

Introduction

Several studies on the diet composition of small lacertid lizards of the genus *Podarcis* have shown that these lizards feed mainly on arthropods (Arnold 1987). In general, lacertids are opportunistic predators and variations in their diet composition reflect differences in prey availability (Arnold 1987) — for a different point of view see Diaz 1995. In the Mediterranean islands the trophic characteristics of *Podarcis* populations are mainly affected by the present ecological conditions (biotic and/or abiotic), even though in some cases historical factors seem to play an important role (Pérez-Mellado & Corti 1993).

In the Aegean archipelago, three species of the genus *Podarcis* are distinctly distributed: *Podarcis milensis* is an endemic species of the Milos islands group (Milos, Kimolos and surrounding islets), *Podarcis gaigeae* is an endemic of the Skyros islands group (Skyros, Piperi and surrounding islets), while *Podarcis erhardii* predominates in the rest insular ecosystems of the north, central and south Aegean.

The systematics and the distribution of the three species are well studied, however our knowledge of their ecology is quite insufficient, concerning only *Podarcis erhardii* (Valakos 1986, 1990). *Podarcis erhardii* feeds mainly on arthropods, with Coleoptera as the dominant prey group. Coleoptera also dominate in the spring diet of *Podarcis milensis* in small islets (Valakos et al. 1995). In the case of *Podarcis gaigeae* there are no data except some small notes (Gruber & Westrum 1971).

In this study, data on the food composition of the three species are presented and further discussed. All samples come from summer, a period which is characterized by low arthropod densities in the insular ecosystems of the Aegean (Karamaouna 1987).

Material and Methods

A total of 157 animals was examined. Specimens of *Podarcis milensis* (62 specimens from June & July, locality: Milos island) and *Podarcis gaigeae* (50 specimens from August, locality: Skyros island) come from the Herpetological collection of the Naturhistorisches Museum of Vienna and from the Museum "Alexander Koenig" (Bonn), while the samples of *Podarcis erhardii* (45 specimens from July, locality: Naxos island) belong to the Herpetological collection of the section of Animal and Human Physiology of the University of Athens.

For each animal we removed the entire digestive tract and examined it for the presence of prey remnants. Prey items were grouped to taxonomic categories, generally order level. Coleopteran and lepidopteran larvae were grouped in one category as "insect larvae".

In order to avoid biases in the evaluation of the diet, stomach contents were summarized in two ways: 1) relative abundance (%n) (proportion of the total number of prey items in the stomach, corresponding to a given prey type) and 2) relative incidence (F) (proportion of lizards eating a given prey taxon).

Trophic niche breadth was calculated according to Levin's standardized index (Krebs 1989):

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

where: B_A = Levin's standardized niche breadth

B = Levin's measure of niche breadth

n = Number of possible resource states

The diet overlap between allopatric populations was calculated using Pianka's formula (1973):

$$Q_{kj} = \frac{\sum p_{ik} p_{ij}}{\sqrt{\sum p_{ik}^2 \sum p_{ij}^2}}$$

where: Q_{kj} = Overlap

p_i = % of i th category of prey for species k and j .

Estimates of the availability of potential prey for *P. milensis* were obtained through the use of pitfall traps (without any baits). Ten pitfall traps were installed during July, in a typical biotope of *P. milensis* at Milos island. These traps were placed in two parallel lines, covering all the possible microhabitats occupied by the lizards. The trapped prey was identified at order level. In the case of *Podarcis erhardii* from Naxos island, data from the same locality and during the same period, Paraschi (1988), were used. These data were obtained from summer (July) pitfall traps in a typical ecosystem of Naxos island, where *P. erhardii* is the dominant lizard species. We have used pitfall traps in order to obtain a general picture as all species are ground-dwelling (Valakos 1990; Gruber & Westrum 1971), although we are aware of the potential biases introduced by the pitfall-based method for measuring prey availability (Pérez-Mellado et al. 1991).

Electivity for a food category was calculated with Ivlev's (1961) index:

$$E = (ri - pi) / (ri + pi)$$

based on the proportions of prey category in the diet (ri) and in the habitat (pi).

The water contents of insect larvae were estimated using the lyophilize method. Nine (9) *Tenebrio* larvae were lyophilized using the Labconco Freezedry System / Freezone 4.5.

Results

Composition of Diet

Table 1 summarizes the diet of the three species. There is a significant relation between the proportion of the total number of prey items in the stomach (%n) and the proportion of lizards eating a prey taxon (F), (Spearman test, $P < 0.05$), in all three species.

Podarcis milensis feeds mainly on ants, Coleoptera and insect larvae. The same groups predominate in the diet of *Podarcis gaigeae*, while Coleoptera (the second

Table 1: Dietary data obtained from 157 Museum specimens of *P. milensis*, *P. gaigeae* and *P. erhardii*. % n: proportion by number of items, F: frequency of occurrence.

Prey	<i>P. milensis</i>			<i>P. gaigeae</i>			<i>P. erhardii</i>		
	n	% n	F	n	% n	F	n	% n	F
Araneae	16	9.46	3.22	8	3.1	16	17	8.67	33.33
Pseudoscorpiones	1	0.59	1.61	2	0.8	2	1	0.5	2.22
Solifugae	1	0.59	1.61						
Acari	1	0.59	1.61	1	0.39	2			
Diplopoda				1	0.39	2			
Isopoda	2	1.18	6.45	4	1.55	8			
Collembola	2	1.18	1.61						
Dermaptera	2	1.18	3.22						
Mecoptera				1	0.38	2			
Hemiptera	18	10.6	27.42	11	4.24	22	15	7.65	33.33
Hymenoptera	4	2.36	16.13	9	3.49	14	8	4.08	17.7
Diptera	15	8.87	20.96	3	1.16	6	4	2.04	6.66
Ants	40	23.66	45.16	156	60.46	58	19	9.69	26.6
Coleoptera	20	11.83	51.61	25	9.69	36	52	26.53	73.3
Mantodea							4	2.04	6.66
Blattodea							1	0.5	2.22
Lepidoptera							1	0.5	2.22
Neuroptera							1	0.5	2.22
Trichoptera	2	1.18	6.45						
Embioptera	4	2.36	3.22						
Orthoptera	13	7.68	20.96	9	3.49	16	45	22.95	68.8
Isoptera	3	1.77	1.61						
Gastropoda							19	9.69	35.5
Insect larvae	27	15.97	30.64	17	6.58	22	9	4.59	20
Plant material	1	0.59	1.61	9	3.49	18			
Cannibalism				2	0.78	4			
No. of prey items	169			258			196		
No. of liz. exam.	62			50			45		

group is Orthoptera) are the most common and frequent prey in the stomachs of *Podarcis erhardii*. Plant material and cannibalism have been observed only in the case of *Podarcis gaigeae* (Table 1).

The trophic niche breadth of the three species is low according either to %n (*Pm*: $B_s=0.386$, *Pg*: $B_s=0.113$, *Pe*: $B_s=0.404$) or to F (*Pm*: $B_s=0.409$, *Pg*: $B_s=0.475$, *Pe*: $B_s=0.480$).

The overlap values between *Podarcis milensis* and the two other species are relatively high (*Pm*–*Pg*: $Q_{jk}=0.787$, *Pm*–*Pe*: $Q_{jk}=0.678$), while *Podarcis erhardii* and *Podarcis gaigeae* show a lower overlap value (*Pe*–*Pg*: $Q_{jk}=0.415$). The diet of the examined populations showed significant differences in the proportions of the prey items consumed (Chi-square test: *Pm*–*Pg*: $\chi^2=44.27$, d.f.=19, $p<0.05$, *Pm*–*Pe*: $\chi^2=52.73$, d.f.=19, $p<0.05$ and *Pe*–*Pg*: $\chi^2=30.21$, d.f.=18, $p<0.05$).

Food availability and electivity

In Fig. 1 the electivity values and the relative abundance of arthropods in the traps of Milos island are given (only the taxa that participate in the food of the lizards are presented). Ants, Coleoptera, and spiders were the most abundant groups. Electivity values for these groups are negative or close to zero. For insect larvae, Hymenoptera, Hemiptera, Diptera, Orthoptera the electivity values were high. The representation of these taxa both in the traps and in the lizard's diet was relatively good. There is a significant negative correlation between the electivity of prey taxa and their relative abundance in the traps.

In the case of Naxos Island ants and spiders were the most abundant arthropods while their electivity values were negative (Fig. 2). Coleoptera, Orthoptera and insect larvae have high electivity values though their representation in the traps was low. There is negative but not significant correlation between the prey electivity values and their corresponding relative abundance.

Discussion

The diet of the examined species is composed by arthropods. Arthropods are the major food of *Podarcis* species in the Mediterranean islands (e.g. Valakos 1986, 1987; Pérez-Mellado & Corti 1993).

All species mainly are widely foraging predators, similar to the majority of lacertids, as they consume many different types of prey like several sedentary animals (snails, pseudoscorpions, insect larvae, isopoda, etc.) (Huey & Pianka 1981).

Previous studies made on the diet composition of *Podarcis milensis* during spring, in small islets, have shown that arthropods were the major prey of the animals, even though the predominant groups in the stomachs were insect larvae, Coleoptera, Diptera, Gastropoda and Araneae (Valakos et al. 1995). On the other hand, during summer, *Podarcis milensis* in Milos island seems to have a different diet, although some groups are still the same. Such regional and seasonal differences have been observed also in other island populations in the Mediterranean (Pérez-Mellado & Corti 1993; Pollo & Pérez-Mellado 1988).

Regarding *Podarcis gaigeae*, these first data indicate a remarkable presence of ants in its summer diet.

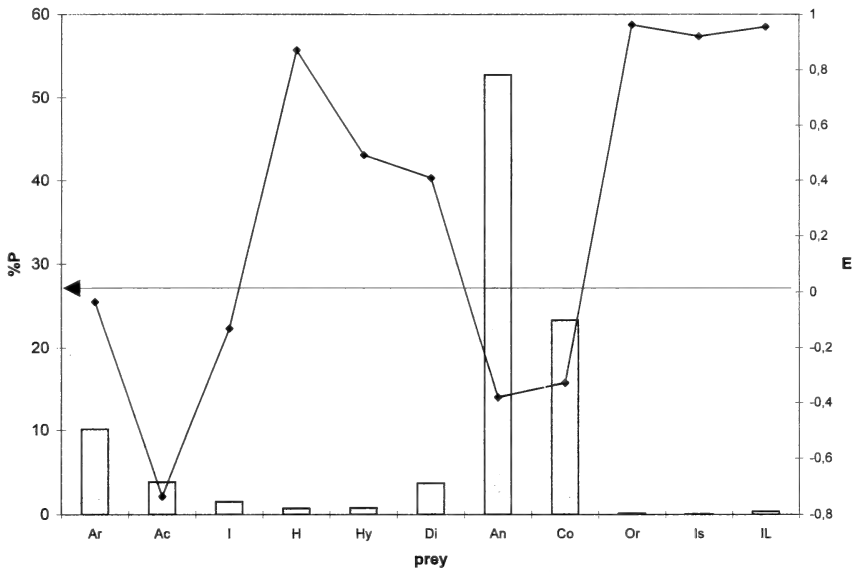


Fig. 1: Relative frequency (columns, %) of prey categories in the environment of *Podarcis milensis* (results from pitfall traps) and electivity (black squares) values. Ar: Araneae, Ac: Acari, I: Isopoda, H: Hemiptera, Hy: Hymenoptera, Di: Diptera, An: Ants, Co: Coleoptera, Or: Orthoptera, Is: Isoptera, IL: insect larvae, Ps: Pseudoscorpiones.

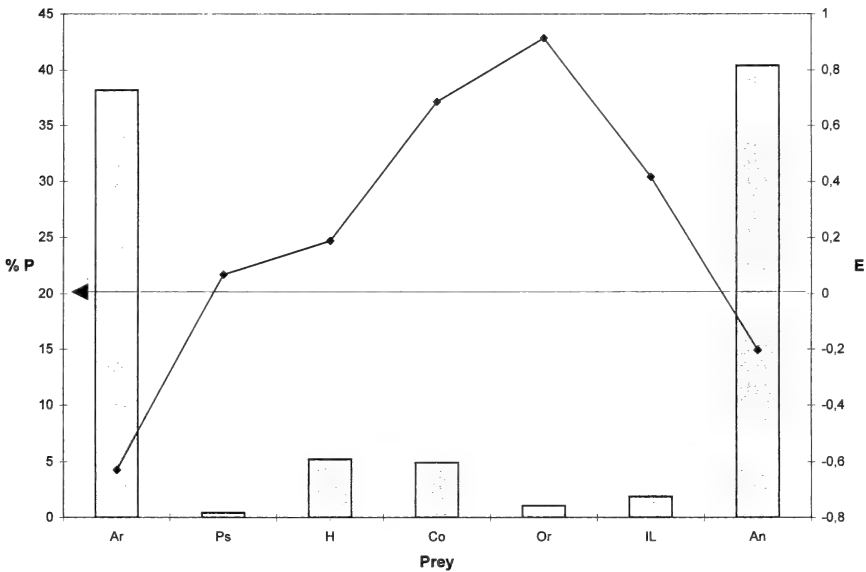


Fig. 2: Relative frequency (columns, %) of prey categories in the environment of *Podarcis erhardii* (results from pitfall traps) and electivity (black squares) values. Abbreviations as in figure 1.

Coleoptera seem to be the most common prey for *Podarcis erhardii* during summer and spring, though seasonal differences in its diet have also been mentioned (Valakos 1986, 1990; Valakos et al. 1995).

The low niche breadth during summer seems to be related to the poor trophic availability. During summer the density of arthropods in the insular ecosystems of the Aegean is very low (Karamaouna 1987; Paraschi 1988). During spring *Podarcis erhardii* has a wider niche breadth in the same ecosystem (Valakos 1990; Valakos et al. 1995). Similar decrease of the niche breadth between spring and summer was also mentioned in *Podarcis lilfordi* in the Mediterranean (Pérez-Mellado & Corti 1993).

Like other insular populations of *Podarcis*, the three species often feed on clumped prey such as Hemiptera and ants. These groups are dominant during summer in this type of ecosystems (Paraschi 1988). The presence of the ants in the diet of the examined species seems to be associated to environments with poor trophic availability. Myrmecophagy is common among insular populations of *Podarcis* lizards (Quayle 1983; Ouboter 1981; Pérez-Mellado & Corti 1993) as an optimal strategy in arid environments or arid conditions (Pianka 1986; James 1991). Likewise the choice of clumped prey is supposed to be a good strategy in arid environments because it either minimizes the searching cost (Pollo & Pérez-Mellado 1988, 1991) or minimizes the predation risk (Schoener 1969).

The negative significant correlation of the relative abundances of prey groups in the traps, and the electivity values, in the case of *Podarcis milensis* and the non-significant correlation in the case of *Podarcis erhardii* indicate that diet composition may not be a simple reflection of the trophic availability as it results from our traps (Pérez-Mellado et al. 1991; Diaz 1995) although prey availability estimates could be biased because of the sampling method. Some prey groups (e.g. Coleoptera, Hemiptera etc.) are selected by the lizards, though their relative abundance in the traps is low. This indicates that lizards attempt to maintain a balanced diet, as imposed by the demands of minimal amounts of certain nutrients (Pérez-Mellado et al. 1991). All species seem to select insect larvae during summer although their presence in the traps is low. This preference seems to be related with their high content in water. Insect larvae contain more than 50 % water (Roots 1978). In Table 2 the statistics of the dry and wet weight of 9 larvae of *Tenebrio* are given. The water content ranges from 61 % to 82 %. Insect larvae were absent from the diet of *P. peloponnesiaca* which distributes in Peloponnisos with more wet climatological conditions (Maragou et al. 1995, 1996). Nevertheless, one could argue that insect larvae are preferred because of their nutritive content or because they lack chitinization. Still, more studies need to be done on the nutrient contents of the different

Table 2: Statistics of dry and wet weight of nine *Tenebrio* larvae.

	X (mean)	S. D.	min	max	N
Wet weight (gr)	0.14	0.031	0.1	0.2	9
Dry weight (gr)	0.41	0.018	0.018	0.078	9
% difference	71.5	7.09	61.9	82.14	9

arthropod groups for the determination of the importance of nutrient constraints in lacertid lizards (Pérez-Mellado et al. 1991). It must be noted that the comparison between stomach contents from Museum specimens and data from field traps could lead to inconsistent conclusions. However, the results can be viewed as a general approach, especially since for at least *P. milensis* and *P. gaigeae*, the foraging strategy is insufficiently known. Moreover, a comparison between the stomach contents of Museum specimens from Milos and lizards caught at the same area as the traps, revealed no significant differences (Adamopoulou, unpublished data).

Pérez-Mellado & Corti (1993) mentioned a case of herbivory in *Podarcis* species in the Balears, attributed as adaptation of dense populations inhabiting very old isolated islands (Messinian) with very poor trophic resources. About 18 % of the examined specimens of *P. gaigeae* had consumed plant material, however these plant matters never represented a substantial fraction of the food volume. This fact indicates that plant material was probably accidentally consumed together with the prey, thus, can be regarded as additional food eaten sporadically (Castilla et al. 1991).

The similarity values between the examined populations seem to denote that the prey selection of the *Podarcis* species in the Aegan archipelago is affected by the present ecological conditions like the majority of the insular Mediterranean populations.

Acknowledgements

We would like to thank Dr. W. Böhme (Bonn) and Drs Tiedemann and Grillitsch (Vienna), who kindly allowed us to examine *Podarcis milensis* (62) and *Podarcis gaigeae* (50) specimens from the Herpetological Collection of the Zoological Institute and Museum Alexander Koenig (Bonn, Germany) and the Naturhistorisches Museum of Vienna, respectively.

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie behandelt die Nahrungszusammensetzung dreier nichtsympatrischer Eidechsenarten von den Ägäischen Inseln, Griechenland. Der Mageninhalt von 157 Exemplaren von *Podarcis milensis* (62), *Podarcis gaigeae* (50) und *Podarcis erhardii* (45) wurde auf Beuterückstände untersucht. Alle Tiere kamen aus Museumssammlungen und waren im Sommer gefunden worden. In dieser Jahreszeit nehmen *Podarcis milensis* und *Podarcis gaigeae* ähnliche Nahrung auf, hauptsächlich Ameisen, Coleoptera und Insektenlarven, während *Podarcis erhardii* Coleoptera und Orthoptera erbeutet. Die Ergebnisse werden im Zusammenhang mit der verfügbaren Beute diskutiert.

References

- Arnold, E. N. (1987): Resource partitioning among lacertid lizards in southern Europe. — J. Zool., London, (B) 1: 739–782.
- Castilla, A. M., D. Bauwens & G. Llorente (1991): Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in central Spain. — J. Herpetol. 25: 30–36.
- Díaz, J. A. (1995): Prey selection by lacertid lizards: a short review. — Herpet. J. 5: 245–251.
- Gruber, U. & T. Schultze-Westrum (1971): Zur Taxonomie und Ökologie der Cycladen-Eidechse (*Lacerta erhardii*) von den Nördlichen Sporaden. — Bonn. Zool. Beitr. 22: 101–130.
- Huey, R. B. & E. R. Pianka (1981): Ecological consequences of foraging mode. — Ecology 62: 991–999.
- Ivlev, V. S. (1961): Experimental ecology of the feeding of fishes. — New Haven (Yale Univ. Press).
- James, C. D. (1991): Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. — Oecologia 85: 553–561.

- Karamaouna, M. (1987): Ecology of millipedes in Mediterranean coniferous ecosystems of Southern Greece. — Ph. D. Thesis. Univ. of Athen +252 pp. (in Greek with English summary).
- Krebs, J. C. (1989): Ecological methodology. — Harper Collins Col. Publishers, NY. +654 pp.
- Maragou, P., E. D. Valakos & B. P. Chondropoulos (1995): Comparative ecology of two sympatric lizard species, *Lacerta graeca* and *Podarcis peloponnesiaca* (Sauria: Lacertidae) endemic to Peloponnisos (Greece). — Communication in the 8th Ordinary General Meeting of the S. E. H., Bonn, August 1995.
- Maragou, P., E. D. Valakos, Z. Giannopoulos, A. Stavropoulou & B. P. Chondropoulos (1996): Spring aspect of feeding ecology in *Podarcis peloponnesiaca* (BIBRON & BORY, 1833). — *Herpetozoa* 9 (3/4): 105–110.
- Ouboter, P. E. (1981): The ecology of the island lizard *Podarcis sicula salfii*: Correlation of microdistribution with vegetation coverage, thermal environment and foot size. — *Amphibia-Reptilia* 2: 243–257.
- Paraschi, L. (1988): Study of the spiders in maquis ecosystems of South Greece. — Ph. D. Thesis. Univ. of Athens +233 pp. (in Greek with English summary).
- Pérez-Mellado, V., D. Bauwens, M. Gil, F. Guerrero, M. Lizana, & M. J. Ciudad (1991): Diet composition and prey selection in the lizard *Lacerta monticola*. — *Canadian J. Zool.* 69: 1728–1835.
- Pérez-Mellado, V. & C. Corti (1993): Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia: Sauria). — *Bonn. zool. Beitr.* 44: 193–220.
- Pianka, E. R. (1973): The structure of lizard communities. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53–74.
- Pianka, E. R. (1986): Ecology and Natural History of Desert Lizards. — Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Pollo, C. & V. Pérez-Mellado (1988): Trophic ecology of a taxocenosis of Mediterranean Lacertidae. — *Ecologia Mediterranea* 14: 131–147.
- Pollo, C. & V. Pérez-Mellado (1991): An analysis of a Mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. — *Acta Oecologica* 12: 655–671.
- Quayle, A. (1983): Notes on the diet of Erhard's wall lizard *Podarcis erhardii*. — *Br. J. Herpet.* 6: 309–310.
- Roots, C. (1978): The chemical composition of the mealworm. — *WRC Wildlife J.*: 1(4).
- Schoener, T. W. (1969): Optimal size and specialization in constant and fluctuating environments: an energy-time approach. — *Brookhaven Symposium in Biology* 22: 103–114.
- Valakos, E. D. (1986): The feeding ecology of *Podarcis erhardii* in a main insular ecosystem. — *Herpetol. J. (Lond)* 1: 118–121.
- Valakos, E. D. (1987): The food of some Lacertidae in the insular ecosystems of the Aegean. — In: *Proc. 4th Gen. Meeting Soc. Europ. Herpet.*, 110–114. Van Gelder, J. J., H. Strijbosch & P. J. M. Bergers (Eds). Faculty of Sciences, Nijmegen.
- Valakos, E. D. (1990): The ecology of the lizard *Podarcis erhardii* (Bedriaga, 1882) (Sauria: Lacertidae) in a typical insular ecosystem on Naxos Isl. — Ph. D. Thesis, University of Athens pp. 213. (in Greek with English summary).
- Valakos, E. D., C. Adamopoulou, P. Maragou & M. Mylonas (1995): The food of *Podarcis milensis* and *Podarcis erhardii* (Sauria: Lacertidae) in the insular ecosystems of the Aegean. — Presented in 8th Ordinary General Meeting of the S. E. H., Bonn, August 1995.

C. Adamopoulou (1), E. D. Valakos, P. Pafilis (2), University of Athens, Department of Biology, Zoological Museum, Panepistimioupolis, GR-15784, Athens, Greece (1), and University of Athens, Department of Biology, Division of Animal and Human Physiology, Panepistimioupolis, GR-15784, Athens, Greece (2).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 283–312	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Die Puppen der mitteleuropäischen Elachistidae (Lepidoptera, Gelechioidea)

J. Patočka

Abstract. The pupae of Central European Elachistidae (5 genera, 36 species) are characterized, described and figured and a key for the identification of genera and species as well as some data of their biology and habitats are added. The present system of this group is discussed on the basis of the pupal characters.

Key words. Lepidoptera, Elachistidae, C. Europe, pupal morphology, key.

Einleitung

Die Familie Elachistidae wird in der vorliegenden Arbeit im Sinne von Karsholt & Razowski (1996) aufgefaßt. Minet (1990) sowie Huemer & Tarmann (1993) betrachten die hier behandelte Gruppe lediglich als Unterfamilie einer weiter gefaßten Familie Elachistidae. In früheren Arbeiten wird sie aber immer als selbständige Familie angesehen (Leraut 1980; Schnack et al. 1985; Traugott-Olsen & Nielsen 1977).

Die Puppen dieser Familie sind bisher kaum bekannt. Eine kurze Charakteristik mit einigen Beispielen findet man in Mosher (1916) und Traugott-Olsen & Nielsen. Die vorliegende Arbeit soll diese Lücke ausfüllen.

Material und Methode

Das untersuchte Material (5 Gattungen, 36 Arten) stammt aus der Puppensammlung des Verfassers, zu der viele Fachkollegen durch Überlassung von Material wesentlich beigetragen haben, ferner aus dem Zoologischen Museum der Humboldt-Universität Berlin, der Zoologischen Staatssammlung München und dem Naturhistorischen Museum Wien.

Die Puppen wurden von ihrer Unterlage bzw. aus ihrem Kokon entfernt und mit Hilfe eines Stereomikroskopes untersucht, gemessen, beschrieben und gezeichnet. Nomenklatur und Systematik folgen Karsholt & Razowski (1996) und im wesentlichen auch Huemer & Tarmann (1993) sowie Traugott-Olsen & Nielsen (1977), die puppenmorphologische Terminologie (vgl. Abb. 1, 56, 57) Mosher (1916). Angaben über Bionomie und Standortsansprüche nach Hering (1957), Traugott-Olsen & Nielsen (1977) sowie eigenen Untersuchungen.

Familie Elachistidae

Kleine (3–5 mm, ausnahmsweise bis 7 mm lange) Mumienpuppen (pupae obtectae), mäßig dick bis schlank, in Ventralansicht meist spindelförmig, frontal schwächer als kaudal verjüngt (Abb. 21, 36, 60). Oberfläche oft mit besonderen Strukturen — Höckern oder Kämmen — an den Segmenten der Antennae, zuweilen auch an manchen Vorderflügeladern (Abb. 36); ferner am Kopf und/oder am Mesonotum, selten auch am Pro-, Meso- (Abb. 36, 39, 67, 222) oder Metanotum (Abb. 162); Längskanten (Abb. 38, 39, 41) dorsal und lateral am Abdomen, bzw. auch am Notum. Außerdem findet man oft mit Hafthäkchen bewachsene Vorwölbungen bzw. Haft-

häkchengruppen ventral am 9. und/oder 10. Abdominalsegment. Färbung meist bräunlich, bei der Exuvie gewöhnlich heller. Manchmal finden sich Längsstreifen am Abdomen. Skulptur fein bis grob und gewöhnlich runzelig. Insbesondere am Abdomen gibt es oft auch kleine Punktgrübchen (Abb. 34, 162).

Borsten — außer oft am 9. und 10. Abdominalsegment — nicht oder kaum erkennbar (Abb. 1, 25, 154).

Eine zusammenhängende Frontoclypealsutur ist nicht vorhanden (Abb. 1, 148). Labrum vom Clypeus wenig differenziert, oft klein und eckig mit steilen oder gewölbten Seiten, seltener stumpf abgerundet und oft vor die Mandibulae hin vorgezogen (Abb. 2, 22, 43, 202, 221). Labium verdeckt (Abb. 8, 31), bei *Mendesia echiella* als kleines Plättchen vorhanden (Abb. 1, 2). Palpi maxillares nicht erkennbar (Abb. 1).

Die Vorderbeine grenzen proximal kürzer oder länger an die Antennae an (Abb. 1, 95, 126). Vorderschenkel immer verdeckt (Abb. 1). Antennae grenzen stets distal aneinander und sind so lang wie oder etwas kürzer, selten deutlich kürzer als die Vorderflügel (Abb. 1, 15, 113, 213). Proboscis von den Antennae isoliert (Abb. 1, 101, 134); wenn ausnahmsweise diese berührend, sind die Mittelbeine kürzer als die Vorderbeine (Abb. 21) und/oder die Vorderflügel grenzen aneinander (Abb. 15). Enden der Hinterbeine sichtbar (Abb. 1, 42), seltener verdeckt (Abb. 8); wenn vorhanden, ist ihre Basis niemals keilartig verjüngt (Abb. 1, 160). Abdomen bei Exuvien ventral bis zum 5.—7., selten 8. Segment, bei intakten Puppen oft noch weiter kaudal als bei Exuvien verdeckt (Abb. 1, 8, 148). Manchmal sind Spuren der Bauchbeine der Raupe erkennbar (Abb. 124, 213).

Intersegmente zwischen dem 4./5. und 5./6. bzw. 6./7. Abdominalsegment dorsal oft spaltartig vertieft (Abb. 74), ähnlich wie es bei der Gattung *Agonopterix* Hübner, 1825 und verwandten Vertretern der Familie Depressariidae der Fall ist (Patočka, 1989). Pronotum kurz, oft nicht länger bzw. manchmal auch kürzer als Vertex (Abb. 4, 73, 150). Metanotum frontal gewöhnlich nur schwach (Abb. 5, 11), selten gar nicht (Abb. 216), manchmal auch tiefer ausgeschnitten (Abb. 209, 222). Sichtbarer Teil der Hinterflügel kurz und das 1. Abdominalsegment nicht oder nur wenig überragend (Abb. 11, 39, 56, 198). Abdominale Spiracula meist klein und annähernd kreisrund (Abb. 18), wenn eine Seitenlängskante vorhanden ist, liegen sie dorsal davon (Abb. 56, 86) oder direkt auf der Kante selbst (Abb. 38, 39). Bei stark dorsoventral abgeflachten Puppen, die keine Längskanten am Abdomen haben, liegen sie ebenfalls an der Dorsalseite (Abb. 12, 18). Sie sind manchmal mäßig (Abb. 28), bei der Gattung *Cosmiotes* recht stark erhaben (Abb. 222, 223).

Ein Kremaster ist meist vorhanden, klein (Abb. 44) bis groß (Abb. 195, 212), oft aber auch fehlend (Abb. 8, 159).

Die Raupen minieren lebenslang. Sie leben vorwiegend an den Pflanzenfamilien Poaceae und/oder Cyperaceae bzw. Juncaceae. Wenige Arten leben an Vertretern der Caprifoliaceae, Lamiaceae oder Boraginaceae. Verpuppung außerhalb, selten auch innerhalb der Mine. Wenige Arten verpuppen sich in einem Kokon auf der Nahrungspflanze oder am Boden darunter. In den meisten Fällen ruht jedoch die Puppe frei („tagfalterartig“) am Substrat befestigt. Sie ist fest mit den Hafthäkchen am Abdomenende auf dem besponnenen Substrat verankert und mit einem oder einigen Fäden gürtelartig befestigt. Wenn ausnahmsweise die Hafthäkchen fehlen (Abb. 92),

werden sie in ihrer Haftfunktion durch die Borsten der letzten Raupenhaut vertreten, ähnlich wie es z. B. bei den Puppen der Unterfamilie Lithosiinae (Lepidoptera, Arctiidae) der Fall ist (Patočka, 1992). Man findet die Puppen meist an den Blättern oder Stengeln der Nahrungspflanzen bzw. an der benachbarten Vegetation. Vertreter der Elachistidae kommen in verschiedenartigen Biotopen vor.

Die Familie Elachistidae ist in Mitteleuropa mit sechs Gattungen vertreten, von denen Vertreter aus fünf Gattungen zur Verfügung standen. Von den ca. 90 mitteleuropäischen Arten konnte ich 36 untersuchen. Zusätzlich wurde je eine Art aus Südeuropa und von den Kanarischen Inseln mit aufgeführt.

Bestimmungstabelle der Gattungen

1 Am Abdomen bzw. Metanotum je eine laterale und eine dorsale Längskante vorhanden (Abb. 39, 41, 56)	4
— Am Abdomen keine Längskanten (Abb. 5, 6, 20, 32)	2
2(1) 10. Abdominalsegment mit Einzelhäkchen (Abb. 21, 25, 31)	<i>Stephensia</i>
— 10. Abdominalsegment ohne Häkchen (Abb. 1, 6, 8, 20)	3
3(2) Ein kleines Labium und Vorderhüften erkennbar (Abb. 1, 2). 9. Abdominalsegment ventral mit Hafthäkchengruppen (Abb. 1, 6)	<i>Mendesia</i>
— Labium und Vorderhüften ganz verdeckt (Abb. 8, 15). Am 9. Abdominalsegment keine Hafthäkchen (Abb. 13, 15)	<i>Perittia</i>
4(1) Abdominale Spiracula stark erhaben (Abb. 222, 223)	<i>Cosmiotes</i>
— Abdominale Spiracula nicht oder wenig erhaben (Abb. 150, 156, 215)	<i>Elachista</i>

Gattung *Mendesia* Joannis, 1902

Puppen mäßig gedrunken, dorsoventral abgeflacht, beide Enden abgerundet, das frontale stumpf (Abb. 1). Labium als kleines Dreieck vorhanden (Abb. 2). Vorderhüften und Enden der Hinterbeine erkennbar (Abb. 1). Proboscis kurz, Vorderbeine viel länger als diese und auch länger als die Mittelbeine (Abb. 1). Abdominale Spiracula etwas erhaben (Abb. 5, 6). Ventral am 9. Abdominalsegment je eine Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment ohne Borsten, Kremaster fehlt (Abb. 1, 6, 7).

Die Raupen minieren in den Blättern von Boraginaceen. Verpuppung in einem Kokon im Innern der Mine.

In Mitteleuropa nur eine Art: *Mendesia farinella* (Thunberg, 1794), die nicht untersucht werden konnte, da kein Puppenmaterial vorlag. Stattdessen wurde eine weitere, in Südeuropa und Vorderasien vorkommende Art dieser Gattung untersucht und nachfolgend beschrieben.

Mendesia echiella Joannis, 1902 (Abb. 1–7)

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Spanien.

Puppe 4,1 x 1,2 mm, rauchbraun, fettglänzend. Skulptur mittelgrob, gerunzelt und chagriert. Borsten kaum erkennbar. Labrum abgerundet, Labium klein, dreieckig. Vorderbeine viel länger als die Proboscis und deutlich auch länger als die Mittelbeine, Vorderhüften sichtbar, klein. Antennae grenzen lang aneinander, sind kürzer als die Vorderflügel und berühren die vorhandenen Enden der Hinterbeine. Vorderflügel voneinander isoliert. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 8. Segmentes verdeckt. Pronotum etwa so lang wie Vertex und leicht vertieft. Thorakales Spiraculum lang, schmal und etwas gekerbt. Metanotum tief ausgeschnitten. Abdominale Spiracula erhaben. Am 9. Abdominalsegment ventral beiderseits eine runde Fläche mit Hafthäkchen. 10. Abdominalsegment spitz zulaufend, nur distal abgerundet, dorsal etwas rau, ohne Borsten.

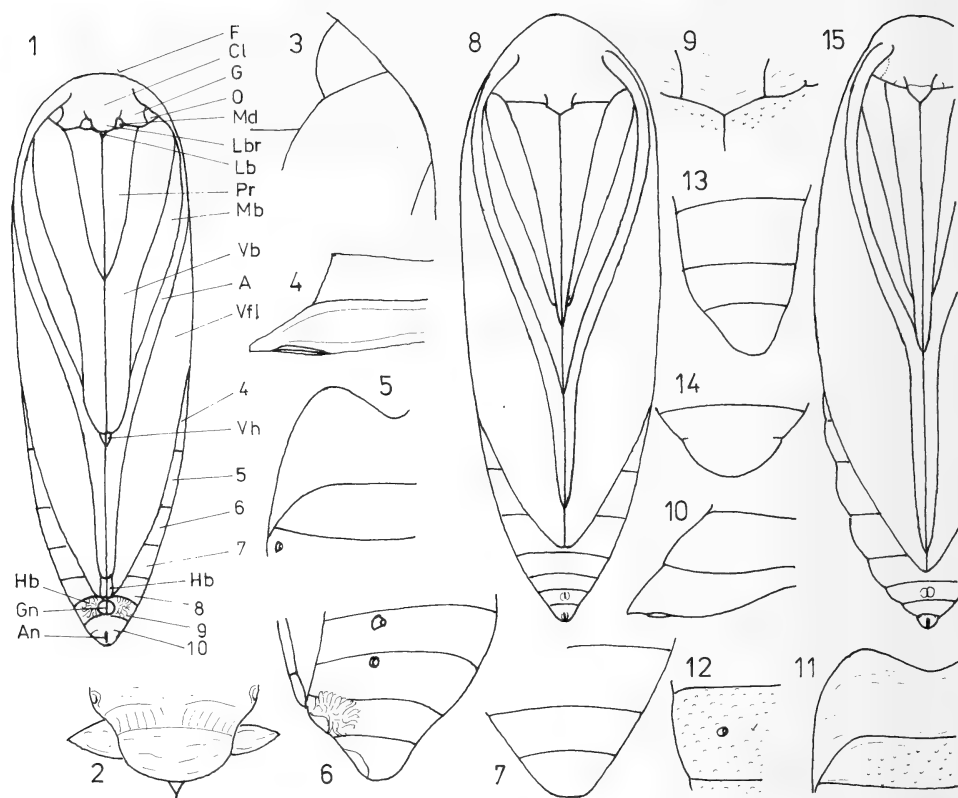


Abb. 1–7: *Mendesia echiella*, Abb. 8–14: *Perittia herrichiella*, Abb. 15: *P. obscurepunctella*. 1, 8, 15 — Habitusbild in Ventralsicht; 2, 9 — Labrum und Umgebung; 3 — Oculus und Umgebung; 4, 10 — Vertex, Pronotum (linke Seite); 5, 11 — Metanotum und Abdomenbasis (linke Seite); 6, 13 — Abdomenende in Lateralsicht; 7, 14 — in Dorsalsicht; 12 — abdominales Spiraculum und Umgebung.

Abkürzungen: A=Antennae, An=Analnaht, Cl=Clypeus, F=Frons, G=Genae, Gn=Genitalnaht (Männchen), Hb=Hinterbeine, Hh=Hafthäkchen, Lb=Labium, Lbr=Labrum, Mb=Mittelbeine, Md=Mandibulae, O=Oculi, Pr=Proboscis, Vb=Vorderbeine, Vfl=Vorderflügel, Vh=Vorderhüften, 4–10=4.–10. Abdominalsegment.

Die Raupe miniert in den Blättern von *Echium*-Arten und verpuppt sich in der Mine in einem Kokon.

An trockenwarmen, offenen Standorten.

Gattung *Perittia* Stainton, 1854

Puppen klein, spindelförmig, dorsoventral abgeflacht (Abb. 13). Vorderflügel grenzen deutlich aneinander. Hinterbeine verdeckt. Weder Längskanten noch Höckerstrukturen vorhanden (Abb. 8, 15, 20). 9. Abdominalsegment ohne Hafthäkchen, 10. Abdominalsegment sehr klein, abgerundet, ohne Borsten (Abb. 14, 20). Kremaster fehlt.

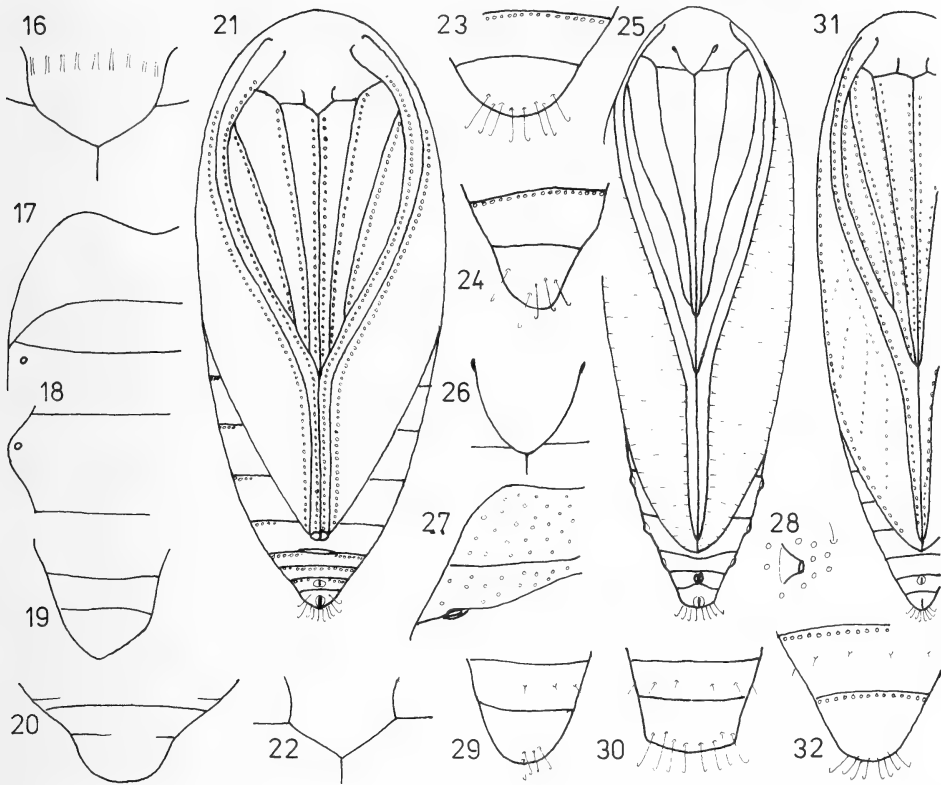


Abb. 16—20: *Perittia obscurepunctella*, Abb. 21—24: *Stephensia abbreviatella*, Abb. 25—30: *S. brunnichiella*, Abb. 31, 32: *S. cedronellae*. 16, 22, 26 — Labrum und Umgebung; 17 — Metanotum und Abdomenbasis (linke Seite); 18 — 5. Abdominalsegment (linke Seite) in Dorsalsicht; 19, 24, 29 — Abdomenende in Lateralsicht; 20, 23, 30, 32 — in Dorsalsicht; 27 — Vertex und Pronotum (linke Seite); 28 — abdominales Spiraculum und Umgebung.

Die Raupen minieren in Blättern verschiedener Caprifoliaceae und verpuppen sich in einem Kokon außerhalb der Mine.

In Mitteleuropa 2 Arten.

Bestimmungstabelle der Arten

- Proboscis von den Antennae isoliert. Labrum lateral eckig (Abb. 8, 9)... *P. herrichiella*
- Proboscis grenzt an die Antennae (Abb. 15). Labrum lateral abgerundet, am Ende spitz zulaufend (Abb. 16)..... *P. obscurepunctella*

Perittia herrichiella (Herrich-Schäffer, 1855) (Abb. 8—14)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus Böhmen.

Puppe 3,8—4 x 1,2-1,3 mm, vorne erst spitz zulaufend, dann frontal abgerundet. Färbung rötlich braun, Exuvie heller. Skulptur papillös, Papillae z. T. dunkler als die Grundfarbe. Labrum fünfeckig, mit steilen Seiten, am Ende spitz. Proboscis deutlich länger als die Vorderbeine und von den Antennae isoliert. Mittelbeine und auch Vorderflügel grenzen ziemlich lang, Antennae etwa 2x länger als diese aneinander. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum

Kaudalrand des 6. Segmentes verdeckt. Pronotum kürzer als Vertex. Metanotum kaum zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge ausgeschnitten, Ausschnitt abgerundet, mit schrägen Seiten. Sichtbarer Teil der Hinterflügel erreicht die Basis des 2. Abdominalsegmentes nicht. 10. Abdominalsegment am Ende abgerundet.

Die Raupe miniert an *Lonicera*- und *Symphoricarpos*-Arten. Verpuppung in einem Erdkokon am Boden, die Puppe überwintert.

An frischen Waldstellen und sekundär in Parkanlagen und Hecken.

***Perittia obscurepunctella* (Stainton, 1848) (Abb. 15–20)**

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Deutschland.

Puppe 4,0 x 1,4 mm, bräunlich. Labrum überragt deutlich die Mandibulae, seine Seiten gewölbt, am Ende ist es spitz, an der Basis fein längsgerillt. Vorderbeine deutlich kürzer als die Mittelbeine, diese kürzer als die Proboscis. Antennae grenzen sehr lang aneinander an und sind deutlich kürzer als die Vorderflügel. Abdomen der Exuvie ventral bis zur Mitte des 8. Segmentes verdeckt. Metanotum mäßig ausgeschnitten. Hinterflügel bis zur Basis des 2. Abdominalsegmentes sichtbar. Abdomen mit deutlichen Einschnitten zwischen den Segmenten und zum Ende recht stark verjüngt. Abdominale Spiracula klein, kaum erhaben, auf der Dorsalseite der Puppe. Abdomenende ventral leicht konkav.

Die Raupe lebt an *Lonicera*-Arten. Verpuppung meist an der Rinde der Nahrungspflanze. Im Unterwuchs von Wäldern, an frischen Standorten.

Gattung *Stephensia* Stainton, 1858

Puppen +/- gedrunken, dorsoventral abgeflacht und in Ventralansicht spindelförmig (Abb. 21, 25, 31). Skulptur wenigstens stellenweise aus Grübchen bestehend, aber weder Kanten noch Höckerstrukturen vorhanden (Abb. 30, 32, 35). 9. und 10. Abdominalsegment ventral ohne Hafthäkchengruppen, aber das 10. Segment distal mit Einzelhäkchen versehen und deutlich größer als bei *Perittia* (Abb. 21, 25, 31).

Die Raupen minieren in Blättern von krautigen Pflanzen der Familien Lamiaceae und Boraginaceae.

In Mitteleuropa 2 Arten. Eine weitere untersuchte Art von den Kanarischen Inseln wird hier ebenfalls erwähnt.

Bestimmungstabelle der Arten

- | | |
|---|---------------------------|
| 1 Mittelbeine kürzer als die Vorderbeine und voneinander isoliert (Abb. 21, 31). Labrum eckig mit steilen Seiten (Abb. 22) | 2 |
| — Mittelbeine länger als die Vorderbeine und aneinander angrenzend (Abb. 25). Labrum abgerundet (Abb. 26) | <i>S. brunnichiella</i> |
| 2(1) Proboscis so lang wie die Vorderbeine. Hinterbeine verdeckt. Vorderflügel nur kurz aneinander angrenzend (Abb. 31) | (<i>S. cedronellae</i>) |
| — Proboscis länger als die Vorderbeine. Enden der Hinterbeine vorhanden, klein. Vorderflügel voneinander isoliert (Abb. 21) | <i>S. abbreviatella</i> |

***Stephensia abbreviatella* (Stainton, 1851) (Abb. 21–24, 33)**

Untersuchtes Material: 3 ♂, 3 ♀ aus Böhmen.

Puppe 3,8–4,3 x 1,6–1,8 mm, in Ventralansicht breit spindelförmig, rötlich braun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein, gerunzelt. An Proboscis, Beinen, Antennen, Rand der Vorderflügel und Frontalrand der Abdominalsegmente befinden sich Reihen kleiner Grübchen, die manchmal rillenförmig verlängert sind. Borsten am Kopf, Thorax und 1.–7. Abdominalsegment kaum erkennbar, am 8. und 9. Segment deutlicher, das Abdomenende mit relativ langen Häkchen bewehrt. 1 Paar dieser Häkchen auch an der Ventralseite des 10. Segmentes. Labrum eckig und am Ende spitz, seine Seiten steil und leicht konkav. Vorderbeine länger als die

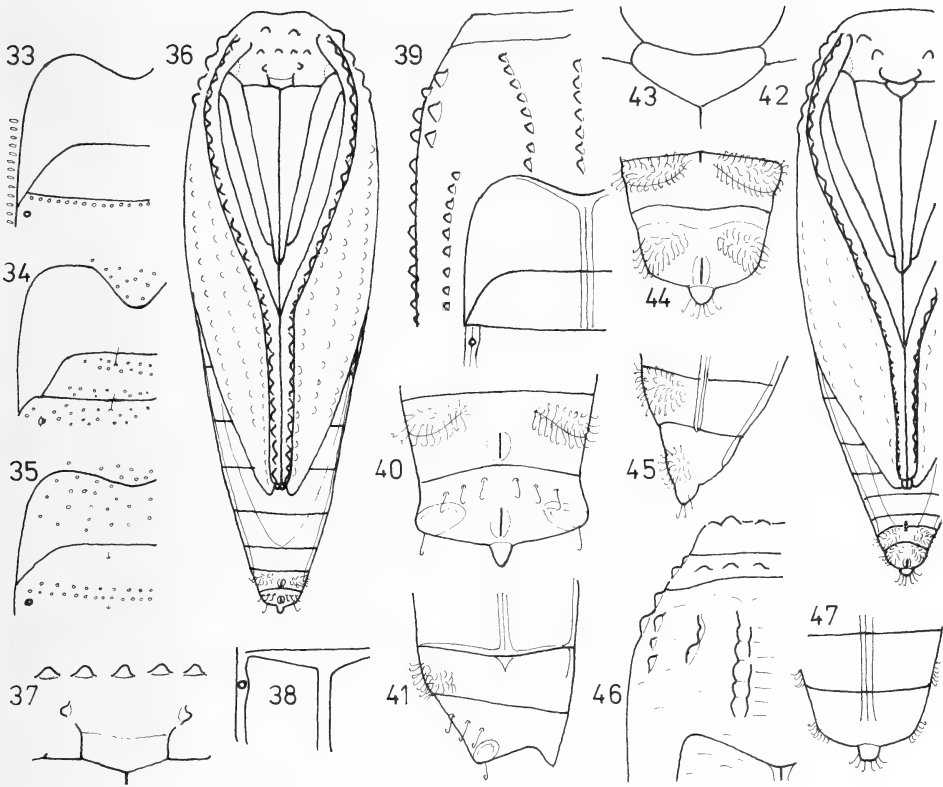


Abb. 33—47: *Stephensia abbreviatella*, Abb. 34: *S. brunnichiella*, Abb. 35: *S. cedronellae*, Abb. 36—41: *Elachista gleichenella*, Abb. 42—47: *E. regificella*. 33, 34, 35 — Metanotum und Abdomenbasis (linke Seite); 37, 43 — Labrum und Umgebung; 36, 42 — Habitusbild in Ventralsicht; 38 — Basis des 5. Abdominalsegmentes (linke Seite) in Dorsalsicht; 39, 46 — Notum, Abdomenbasis bzw. Vertex, Notum (linke Seite); 40, 44 — Abdomenende in Ventralsicht; 41, 45 — in Lateralansicht; 47 — in Dorsalsicht.

Mittelbeine, Proboscis länger als die Vorderbeine, diese grenzen kurz an die Antennae. Antennae fast so lang wie die Vorderflügel, aneinander angrenzend und die recht kleinen Enden der Hinterbeine berührend. Vorderflügel voneinander isoliert. Abdomen der Exuvie ventral bis über die Mitte des 6. Segmentes verdeckt. Zwischen dem 6. und 7. Abdominalsegment liegt ventral ein Querspalt. Vertex und Pronotum kurz. Metanotum frontal seicht ausgeschnitten. Abdominale Spiracula klein, kaum erhaben. Abdomenende in Ventral- und Dorsalansicht mit etwas konkaven Seiten und in Lateralansicht relativ schmal.

Die Raupe miniert in Blättern von *Myosotis* spp. und überwintert.

An frischen und lichten Waldstellen.

Stephensia cedronellae (Walsingham, 1908) (Abb. 31, 32, 35)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ von den Kanarischen Inseln.

Puppe 2,6—3,0 x 1,8—2,0 mm, rotbraun, Exuvie heller. Skulptur aus kleinen Grübchen, am Kopf eher runzelig, am Abdomen Grübchen nur am Frontal- und Kaudalrand der Segmente. Am 10. und auch 9. Segment deutliche Häkchen. Labrum mit steilen Seiten, eckig, am Ende

stumpf. Mittelbeine kürzer als die Vorderbeine, die letzteren mit der Proboscis gleichlang. Antennae wenig kürzer als die Vorderflügel. Hinterbeine verdeckt. Antennae grenzen lang, Vorderflügel ganz kurz aneinander. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 7. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht ausgeschnitten. Sichtbarer Teil der Hinterflügel erreicht das 2. Abdominalsegment nicht. Abdominale Spiracula klein und nicht erhaben. Abdomenende stark verjüngt. Seiten des 10. Segmentes in Ventralansicht konkav, in Lateralansicht abgerundet.

Die Raupe miniert in den Blättern von *Cedronella* spp. Kanarische Inseln.

Stephensia brunnichiella (Linnaeus, 1767) (Abb. 25–30, 34)

Untersuchtes Material: 5 ♂, 5 ♀ aus Böhmen.

Puppe 3,3–3,6 x 1,1–1,2 mm, relativ schlank, Frontalende spitzer als bei den vorhergehenden Arten. Färbung rötlichbraun. Skulptur fein, quer gerunzelt. An Frons, Vertex, Mesonotum und dem 1.–7. Abdominalsegment flächig, an Antennen, Beinen und der Proboscis reihenförmig angeordnete Punktgrübchen. Borsten am ganzen Abdomen deutlich, am 10. Segment hakenartig. Labrum lang und ziemlich spitz zulaufend, nur am Ende abgerundet, Seiten gewölbt. Proboscis wenig länger als die Vorderbeine, von den Antennae weit isoliert, Mittelbeine länger, grenzen ziemlich lang aneinander. Antennae spitz und deutlich kürzer als die Vorderflügel. Hinterbeine verdeckt. Vorderflügel kurz, aber deutlich aneinandergrenzend. Pronotum kürzer als Vertex, Kaudalrand geschwungen. Thorakales Spiraculum deutlich erkennbar. Metanotum frontal mäßig tief ausgeschnitten. Hinterflügel reichen nur wenig über das 1. Abdominalsegment hinaus. Abdominale Spiracula deutlich erhaben. Abdomenende in Dorsal- und auch in Lateralansicht abgerundet, seine Seiten kaum konkav.

Die Raupe miniert in den Blättern von *Clinopodium vulgare*, oft bivoltin. Verpuppung in einem weißlichen Kokon außerhalb der Mine, an der Blattunterseite. Überwinterung im Raupenstadium.

An trockenwarmen Standorten, wie Waldrändern und buschigen Lehnen; mit Vorliebe auf Kalksubstrat.

Gattung *Elachista* Treitschke, 1833

Puppen schlank (Abb. 143) bis mittelschlank (Abb. 36). Mesonotum oft, manchmal auch Frons, Antennae und Vorderflügel (an den Adern) — seltener Vertex, Pro- oder Metanotum — mit Höckern und Unebenheiten, die manchmal auch kammartig ausgebildet sein können (Abb. 36, 39, 56, 67, 162, 222). Abdomen immer mit einer dorsalen und je einer lateralen Längskante, die erstere ist oft auch am Metanotum oder seltener am Meso- bzw. am ganzen Notum vorhanden (Abb. 56, 58, 59). Intersegmente zwischen dem 4./5. und 5./6. bzw. 6./7. Abdominalsegment oft spaltartig vertieft (Abb. 74). Borsten (meist mit Ausnahme der des 9. und 10. Abdominalsegmentes) kaum oder nicht erkennbar. Die letztgenannten Segmente aber meist beide, manchmal nur das 9. bzw. nur das 10. Segment ventral mit Gruppen von Hafthäkchen; das 10. Segment manchmal auch mit Einzelborsten (Abb. 57, 81, 98, 115, 135). Nur bei wenigen Arten fehlen die Haftborsten an diesen beiden Segmenten (Abb. 90, 92, 138). Proboscis kürzer (Abb. 78), gleich lang (Abb. 84) oder länger (Abb. 36) als die Vorderbeine und von den Antennae immer isoliert. Antennae und Mittelbeine grenzen aneinander, manchmal auch die Vorderbeine. Vorderflügel immer voneinander isoliert. Hinterbeine fast immer erkennbar (Abb. 65), aber meist klein (Abb. 78). Pronotum gewöhnlich kurz und oft kürzer als Vertex (Abb. 134). Thorakale Spiracula unauffällig. Abdominale Spiracula nicht oder schwach erhaben (Abb. 62, 86). Abdomenende unterschiedlich geformt, mit (Abb. 40, 63) oder ohne (Abb. 98, 138) Kremaster.

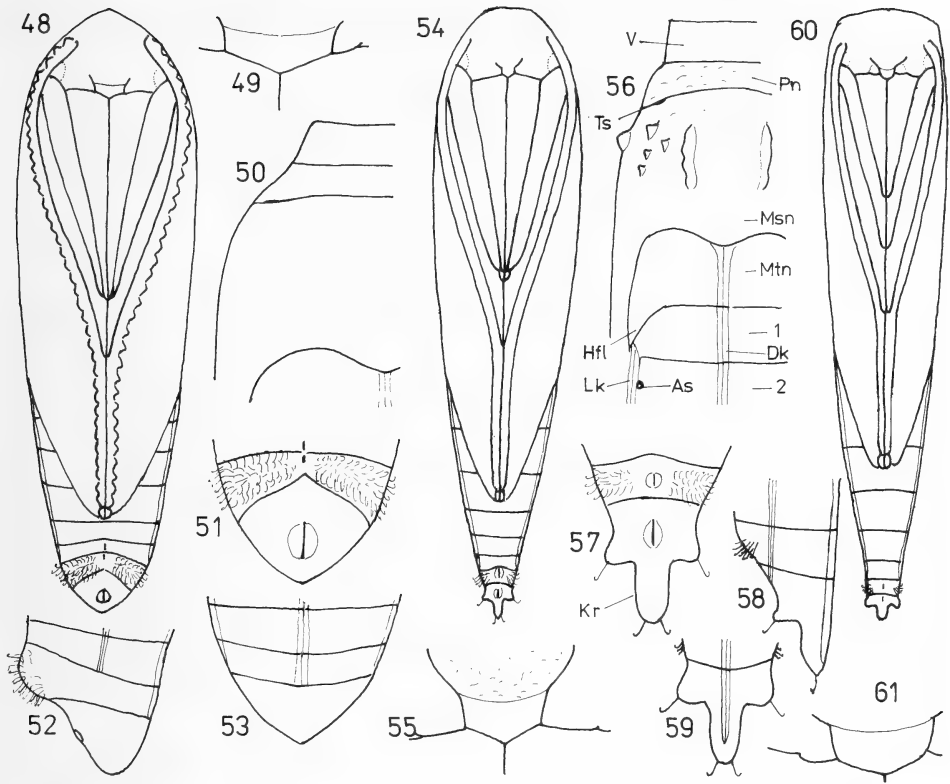


Abb. 48–53: *Elachista quadripunctella*, Abb. 54–59: *E. tetragonella*, Abb. 60–61: *E. martini*. 48, 54, 60 — Habitusbild in Ventralsicht; 49, 55, 61 — Labrum und Umgebung; 50, 56 — Vertex, Notum bzw. Vertex, Notum, Abdomenbasis (linke Seite); 51, 57 — Abdomenende in Ventralsicht; 53, 59 — in Dorsalsicht; 58 — in Lateralsicht.

Abkürzungen: As=abdominales Spiraculum, Dk=Dorsallängskante, Hfl=Hinterflügel, Kr=Kremaster, Lk=Laterallängskante, Msn=Mesonotum, Mtn=Metanotum, Pn=Pronotum, Ts=thorakales Spiraculum, V=Vertex. 1, 2 = 1. und 2. Abdominalsegment.

Die Raupen minieren lebenslang an Vertretern der Pflanzenfamilien Poaceae, Cyperaceae oder Juncaceae. Überwinterung als Ei oder Raupe. Verpuppung außerhalb der Mine, gewöhnlich an Blättern, Halmen oder Stengeln der Nahrungspflanze bzw. an der benachbarten Vegetation.

Puppe meist mit den Hafthäkchen am Abdomenende und mit Gürtelfäden auf der besponnenen Unterlage verankert. Wenn die Haftborsten fehlen, werden sie durch die Borsten der letzten Raupenhaut, die fest am Abdomenende der Puppe haftet, funktionell vertreten.

Die einzelnen Arten bewohnen verschiedenartige Biotope: offenes Gelände, aber auch Waldbestände, sumpfige, frische oder trockenwarme, auch felsige Standorte von der Tiefebene bis hoch ins Gebirge.

In Mitteleuropa kommen über 80 Arten vor, wovon 31 untersucht werden konnten.

Bestimmungstabelle der Arten

- 1 Hafthäkchengruppen ventral am 9. und 10. Abdominalsegment fehlen (Abb. 90, 138, 148) 2
- Hafthäkchengruppen ventral am 9. und/oder 10. Abdominalsegment vorhanden (Abb. 36, 42, 48, 54) 4
- 2(1) Vorderbeine grenzen länger aneinander als die Mittelbeine (Abb. 138) *E. pollinariella*
- Vorderbeine grenzen kürzer aneinander als die Mittelbeine (Abb. 90, 148) 3
- 3(2) Abdomenende zugespitzt (Abb. 148, 152). Labrum spitz (Abb. 149) *E. bedellella*
- Abdomenende stumpf und abgerundet, im Mittelteil etwas konkav (Abb. 90, 92, 94). Labrum stumpf abgerundet (Abb. 90) *E. luticomella*
- 4(1) Kremaster in Ventralansicht groß und viel länger als die Analnaht (Abb. 57, 145, 195, 212) 5
- Kremaster in Ventralansicht klein und nicht länger als die Analnaht (Abb. 40, 44, 123, 206) oder nicht vorhanden (Abb. 98, 135) 12
- 5(4) Kopf läuft frontal stark löffelförmig verlängert aus. Antennae viel kürzer als die Vorderflügel (Abb. 213) *E. trapeziella*
- Kopf frontal nicht verlängert. Antennae wenig kürzer als die Vorderflügel (Abb. 54, 65, 178) 6
- 6(5) Kremaster deutlich abgesetzt (Abb. 57, 181, 212). Wenn undeutlicher, dann 10. Abdominalsegment mit Häkchen lateral der Analnaht (Abb. 195) 7
- Kremaster nicht abgesetzt. 10. Abdominalsegment lateral der Analnaht ohne Häkchen (Abb. 145) *E. disemiella*
- 7(6) Proboscis viel kürzer als die Vorderbeine (Abb. 60) *E. martinii*
- Proboscis so lang oder länger als die Vorderbeine (Abb. 54, 178) 8
- 8(7) 10. Abdominalsegment in Ventralansicht mit langen schlanken Seitenlappen (Abb. 57, 212) 9
- 10. Abdominalsegment in Ventralansicht mit kurzen und breiten oder ohne Lappen (Abb. 195, 200) 11
- 9(8) Kremaster ventral am Ende ausgeschnitten (Abb. 212) *E. freyi*
- Kremaster ventral am Ende abgerundet (Abb. 57, 181) 10
- 10(9) Proboscis so lang wie die Vorderbeine. Vorderhöften sichtbar (Abb. 54). Seitenlappen des 10. Abdominalsegmentes und Kremaster mit je einem Häkchenpaar (Abb. 57) *E. tetragonella*
- Proboscis länger als die Vorderbeine, Vorderhöften verdeckt (Abb. 178). Seitenlappen des 10. Abdominalsegmentes ohne, Kremaster mit 2 Häkchenpaaren (Abb. 181) *E. bisulcella*
- 11(8) Kopf in Ventralansicht frontal stumpf (Abb. 190). Kremaster ohne Häkchen (Abb. 194, 195) *E. utonella*
- Kopf in Ventralansicht frontal eher spitz (Abb. 196). Kremaster mit einem Häkchenpaar am Ende (Abb. 200) *E. cinereopunctella*
- 12(4) Proboscis länger als oder etwa so lang wie die Vorderbeine und diese voneinander isoliert (Abb. 36, 48, 84) 13
- Proboscis kürzer als die Vorderbeine und diese aneinander angrenzend (Abb. 65, 101) 20
- 13(12) Abdomenende breit und stumpf. Kremaster in Ventralansicht deutlich abgesetzt, klein, aber die Analnaht ziemlich weit überragend (Abb. 40, 44). Segmente der Antennae mit Höckern (Abb. 36, 42) 14
- Abdomenende eher spitz und/oder Kremaster fehlend (Abb. 154, 160, 166) oder nicht abgesetzt (Abb. 176). Wenn das stumpfe Abdomenende ventral im Mittelteil etwas spitz ausläuft, haben die Antennae keine Höcker (Abb. 84) und/oder die Analnaht reicht bis in den Kaudalausläufer des 10. Abdominalsegmentes hinein (Abb. 87) 15

- 14(13) Kremaster mit Häkchen (Abb. 44). Labrum spitz (Abb. 43) *E. regificella*
 — Kremaster ohne Häkchen (Abb. 40). Labrum breit und stumpf (Abb. 37)
 *E. gleichenella*
- 15(13) Abdomenende in Dorsalansicht stumpft gerundet, nur in der Mitte kurz ausgezogen
 (Abb. 88, 169). Kopfende in Ventralansicht vorne abgestutzt (Abb. 84, 166) 16
 — Abdomenende in Dorsalansicht eher zugespitzt oder in Dorsal- und Ventralansicht ohne
 Ausläufer (Abb. 157, 159, 163, 165). Kopfende frontal eher abgerundet (Abb. 154, 160) ...
 17
- 16(15) Proboscis und Vorderbeine etwa gleich lang. Enden der Hinterbeine deutlich sichtbar
 (Abb. 84) *E. elegans*
 — Proboscis deutlich etwas länger als die Vorderbeine und die Hinterbeine fast verdeckt
 (Abb. 166) *E. gangabella*
- 17(15) Abdomenende ventral und dorsal stumpf abgerundet (Abb. 157). Analnaht reicht in
 Ventralansicht bis zum Abdomenende (Abb. 159) *E. megerlella*
 — Abdomenende dorsal und ventral etwas spitz vorgezogen (Abb. 165, 176). Analnaht reicht
 oft nicht ganz bis zum Abdomenende (Abb. 176) 18
- 18(17) Proboscis deutlich etwas länger als die Vorderbeine. Antennae grenzen kaum 2x
 länger aneinander als die Mittelbeine (Abb. 160) *E. unifasciella*
 — Proboscis und Vorderbeine etwa gleich lang. Antennae grenzen etwa 3x länger aneinander
 als die Mittelbeine (Abb. 48, 172) 19
- 19(18) Puppe in Ventralansicht frontal abgestutzt (Abb. 172). 10. Abdominalsegment ventral
 mit Hafthäkchen (Abb. 176) *E. subalbidella*
 — Puppe in Ventralansicht frontal eher zugespitzt (Abb. 48). 10. Abdominalsegment ventral
 ohne Hafthäkchen (Abb. 51) *E. quadripunctella*
- 20(12) Vorder- und Mittelbeine grenzen etwa gleichlang aneinander oder die Vorderbeine
 länger als die Mittelbeine (Abb. 126, 184) 21
 — Vorderbeine grenzen deutlich kürzer aneinander als die Mittelbeine (Abb. 118, 201)
 22
- 21(20) Körper sehr schlank (Abb. 184). 9. Abdominalsegment ventral ohne Hafthäkchen
 (Abb. 187) *E. spec.*
 — Körper mittelschlank (Abb. 126). 9. Abdominalsegment ventral mit je einer starken
 Häkchengruppe (Abb. 130) *E. argenteella*
- 22(20) 10. Abdominalsegment läuft ventral am Ende spitz aus. Lateral trägt es je einen Fort-
 satz mit einem Häkchen am Ende (Abb. 81, 206) 23
 — 10. Abdominalsegment läuft ventral am Ende nicht spitz aus (Abb. 135). Ist doch eine
 Spitze vorhanden, fehlen die seitlichen, ein Häkchen tragenden Fortsätze (Abb. 68, 115) ...
 24
- 23(22) Labrum stumpf abgerundet (Abb. 202). 10. Abdominalsegment ventral häkchenlos,
 am Ende jedoch mit feinen Häkchen bewehrt (Abb. 206) *E. omithopodella*
 — Labrum spitz (Abb. 79). 10. Abdominalsegment ventral mit, am Ende jedoch ohne Häk-
 chen (Abb. 81) *E. compsa*
- 24(22) 9. Abdominalsegment ventral ohne Hafthäkchen (Abb. 115) *E. apicipunctella*
 — 9. Abdominalsegment ventral mit Hafthäkchen (Abb. 135) 25
- 25(24) Borsten am 10. Abdominalsegment fehlen (Abb. 135) 26
 — Borsten am 10. Abdominalsegment vorhanden (Abb. 68, 107) 27
- 26(25) Hinterbeine lang. Mittelbeine grenzen nur wenig kürzer als die Antennae aneinander
 (Abb. 124) *E. humilis*
 — Hinterbeine relativ kurz. Mittelbeine grenzen wenigstens 2x kürzer als die Antennae anein-
 ander (Abb. 132) *E. monosemiella*
- 27(25) Vertex frontal mit Höckern gesäumt und Kaudalausläufer des Mesonotums mit einer
 Höckergruppe (Abb. 67) 10. Abdominalsegment in Ventralansicht ohne Hafthäkchengruppe
 an den Seitenecken, nur eine Querreihe von Borsten vorhanden (Abb. 68). In Lateralansicht
 ist dieses Segment recht spitz und dorsal mit einem Höcker (Abb. 69, 70) *E. poae*
 — Höckerreihe am Vertex und Höckergruppe am Ausläufer des Mesonotums fehlen (Abb. 73,
 103). 10. Abdominalsegment in Ventralansicht mit je einer Häkchengruppe (Abb. 104, 110,

- 123). In Lateralsicht ist es stumpf (Abb. 100, 106, 112), wenn spitzer, dann ohne Höcker an seiner Dorsalseite (Abb. 77)..... 28
- 28(27) 10. Abdominalsegment in Ventralansicht mit einem deutlichen Ausläufer am Ende (Abb. 75) und in Lateralansicht relativ spitz (Abb. 77). Spalten dorsal zwischen den Abdominalsegmenten mit je einer Einkerbung in der Mitte ihres Kaudalrandes (Abb. 74)..... *E. diederichsiella*
- 10. Abdominalsegment kaudal höchstens mit einem schwachen Ausläufer (Abb. 98, 123) und in Lateralsicht stumpf (Abb. 100, 106, 112). Dorsale Spalten am Abdomen ohne Einkerbung am Kaudalrand 29
- 29(28) Labrum abgerundet, distal etwas spitz und kaudal der Mandibulae stark vorgezogen (Abb. 96). 10. Abdominalsegment, frontolateral der Analnaht, ohne Einzelhäkchen bzw. Häkchenreihen (Abb. 98) *E. albifrontella*
- Labrum stumpfwinklig und kaudal der Mandibulae wenig vorgezogen (Abb. 102, 108, 119). 10. Abdominalsegment frontolateral der Analnaht mit Einzelhäkchen bzw. Häkchenreihen (Abb. 104, 110, 123) 30
- 30(29) 10. Abdominalsegment, in Ventralansicht, kaudal stumpf (Abb. 110). Metanotum frontal recht schwach ausgeschnitten. Abdomen mit dunklen subdorsalen Längsstreifen (Abb. 109, 111) *E. nobilella*
- 10. Abdominalsegment, in Ventralansicht, kaudal in der Mitte schwach vorgezogen (Abb. 104, 123). Metanotum frontal etwas stärker ausgeschnitten. Abdomen ohne dunkle Längsstreifen (Abb. 103, 105, 120, 121) 31
- 31(30) Mesonotum mit zahlreichen Höckern. Metanotum breit stumpfwinklig ausgeschnitten (Abb. 120). Enden der Hinterbeine länger als breit (Abb. 118). Abdomenende breiter und etwas konkav (Abb. 121, 123) *E. subnigrella*
- Mesonotum mit wenigen Höckern. Metanotum frontal abgerundet ausgeschnitten (Abb. 103). Enden der Hinterbeine kurz (Abb. 101). Abdomenende relativ schmaler und kaum konkav (Abb. 104, 105) *E. bifasciella*

***Elachista regificella* Sircom, 1849 (Abb. 42—47)**

Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Polen.

Puppe relativ gedrunken, 4,0 x 1,4 mm, rotbraun, Exuvie heller. Skulptur ziemlich fein, am Abdomen mit feinen Punktgrübchen. Höckerstrukturen auf den Antennen, dem Pronotum und dem Mesonotum, dort auch subdorsale Längskämme. Auch an manchen Adern der Vorderflügel Reihen kleiner Höcker und am Clypeus zwei Paar größerer Vorwölbungen. Am Metanotum und am Abdomen deutliche Längskanten. Labrum kaudal spitz und etwa herzförmig. Proboscis stumpf und wenig länger als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen etwa halb so lang aneinander wie die Antennae. Diese wenig kürzer als die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine erkennbar, aber klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 6. Segmentes verdeckt. Abdominale Spiracula liegen dorsal der Seitenkanten. Ventralseite des 9. und 10. Abdominalsegmentes dicht mit Hafthäkchen besetzt. Kremaster klein, viel schmaler als das 10. Abdominalsegment, abgesetzt, am Ende abgerundet und mit feinen Häkchen bewehrt.

Raupe an *Luzula* spp., überwintert.

In den Randzonen von Wäldern.

***Elachista gleichenella* (Fabricius, 1781) (Abb. 36—41)**

Untersuchtes Material: 4 ♂, 3 ♀ aus Deutschland und Dänemark.

Puppe 3,3—3,5 x 1,0—1,2 mm, schlanker als die vorherige, ihr Frontalteil stärker verjüngt, am Ende aber stumpf, in Ventralansicht sogar etwas konkav. Färbung rötlich braun, Exuvie heller, glänzend. Skulptur eher fein, mittlere Abdominalsegmente fast glatt. Frons, Ader der Vorderflügel, Antennae und Mesonotum (subdorsal und lateral) mit zahlreichen kleineren und in Reihen angeordneten Höckern. Labrum am Ende stumpfwinklig und eckig, Seiten steil. Proboscis spitz und deutlich länger als die Vorderbeine. Antennae grenzen mehr als 3x länger aneinander als die Mittelbeine und sind kürzer als die Vorderflügel, welche auch die kleinen und kurzen Enden der Hinterbeine etwas überragen. Abdomen der Puppe ventral bis zum 7.,

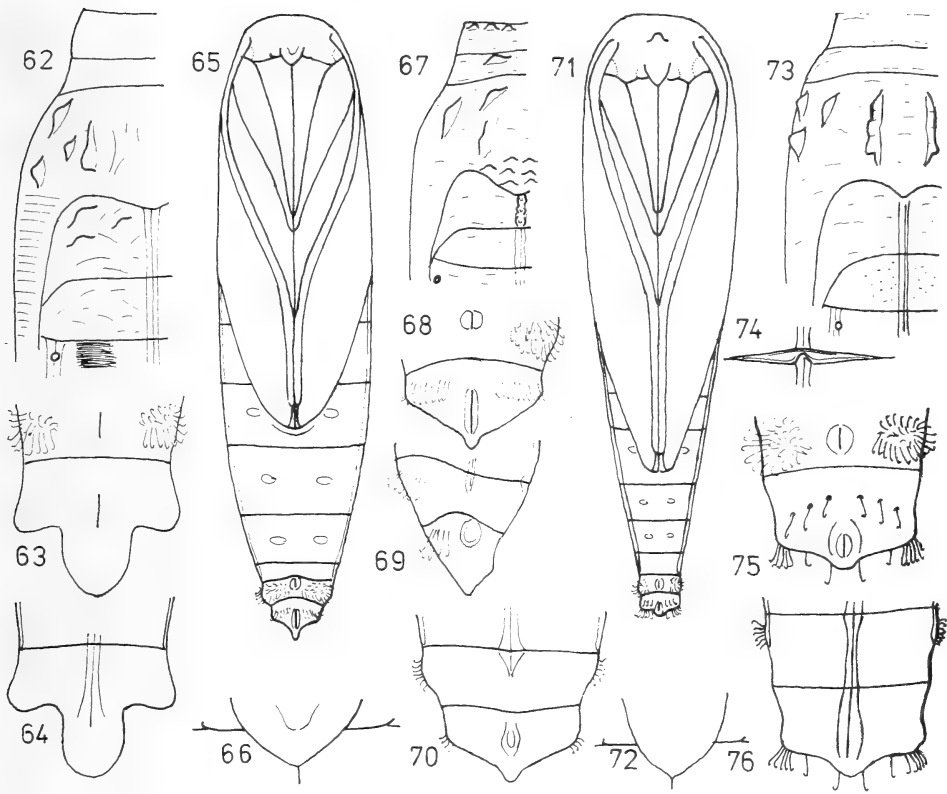


Abb. 62—64: *Elachista martinii*, Abb. 65—70: *E. poae*, Abb. 71—76: *E. diederichsiella*. 62, 67, 73 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 63, 68, 75 — Abdomenende in Ventralsicht; 64, 70, 76 — in Dorsalsicht; 65, 71 — Habitusbild in Ventralsicht; 66, 72 — Labrum und Umgebung; 69 — Abdomenende in Lateralsicht; 74 — Dorsallängskante und Spalt zwischen 4. und 5. Abdominalsegment.

bei der Exuvie bis zur Hälfte des 6. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht ausgeschnitten. Spalten dorsal am Abdomen von Querkanten gesäumt. 10. Segment breit und stumpf, ventral nur mit je einer Reihe von Häkchen, lateral mit je einer Schwiele und an den Ecken mit je einem Häkchen. Der kleine, schlanke und am Ende abgerundete Kremaster ohne Häkchen. Dorsal das 10. Abdominalsegment und der Kremaster etwas quengerunzelt.

Raupe an verschiedenen *Carex*-Arten, überwintert.

In Wäldern, aber auch an offenen, grasreichen Standorten.

Elachista quadripunctella (Hübner, 1825 (Abb. 48—53)

Untersuchtes Material: 2 ♂, 3 ♀ aus Polen.

Puppe mittelschlank, frontal und kaudal abrupt verjüngt und abgerundet. Färbung ockerbraun. Skulptur mittelfein, zellartig. Höckerreihen nur außen entlang der Antennenscheiden, sonst fehlend. Labrum eckig mit steilen Seiten, kaudal stumpfwinklig. Proboscis und Vorderbeine gleich lang. Mittelbeine grenzen etwa 2,5x kürzer als die Antennae aneinander; diese etwas kürzer als die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine vorhanden, klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Ende des 6. Segmentes verdeckt. Metanotum beinahe

zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge ausgeschnitten, dieser Ausschnitt ziemlich spitz und am Ende abgerundet, mit schrägen Seiten. Längskanten am Abdomen bzw. am Metanotum ziemlich schwach. Abdominale Spiracula klein, an der Dorsalseite der Seitenkanten liegend. 9. Abdominalsegment ventral dicht mit Hafthäkchen besetzt. 10. Segment ohne Häkchen. Abdomenende in Ventral- und Dorsalansicht gerundet, aber distal spitz zulaufend, in Lateralansicht ebenfalls relativ spitz, mit dem vorgewölbten 9. Segment einen geschwungenen Umriß bildend. In Ventralansicht überragt das Abdomenende kurz die Analnaht, aber ein Kremaster wird nicht ausgebildet.

Raupe miniert in Blättern von *Carex flacca*.

Feuchte Standorte werden bevorzugt.

***Elachista tetragonella* (Herrich-Schäffer, 1855) (Abb. 54–59)**

Untersuchtes Material: 2 ♂, 2 ♀ aus Deutschland.

Puppe 3,9–4,2 x 1,0–1,2 mm, relativ schlank, vorne verjüngt, am Frontalende abgestutzt. Färbung braun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein bis mittelgrob, aus wirren Runzeln bestehend, am Abdomen zellartig-papillös. Höckerstrukturen vor allem auf die Seiten des Mesonotums beschränkt, dort je ein größerer und einige kleinere Höcker und je ein Subdorsalkamm. Längskanten, besonders die Dorsalkante recht stark, diese auch am Metanotum deutlich. Clypeus groß und frontal des Labrums erhaben. Labrum eckig, mit steilen Seiten und kaudal stumpfwinklig. Vorderbeine am Ende abgestutzt und ebenso lang wie die Proboscis, kaudal anschließend kleine Vorderhöften erkennbar. Mittelbeine grenzen aneinander etwa 2x kürzer als die Antennae aneinander. Diese nur mit sehr schwachen Höckern und wenig kürzer als die Vorderflügel. Enden der Hinterbeine klein. Metanotum seicht, aber lateral ziemlich spitz ausgeschnitten. Abdominale Spiracula etwas dorsal der Seitenkante stehend. 9. Abdominalsegment ventral mit zahlreichen Hafthäkchen besetzt. 10. Segment lateral mit je einem Ausläufer, der ein einzelnes Häkchen trägt. Kremaster lang und deutlich abgesetzt, seine Seiten konvex, an seinem Ende ein Hakenpaar.

Raupe miniert in *Carex montana*. Verpuppung an den Blättern.

Waldränder und buschige Lehnen.

***Elachista martinii* Hofmann, 1898 (Abb. 60–64)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Deutschland.

Puppe schlank, länglich keilförmig, vorne breit, abgestutzt. Färbung hell sienabraun, Exuvie heller. Am Abdomen dunklere subdorsale Streifen. Skulptur mittelgrob, runzelig. Vorderflügel dorsal stark in Quer-, Abdomen eher in Längsrichtung gerunzelt. Höckerstrukturen überwiegend am Mesonotum, einige kleinere auch am Metanotum. Am Mesonotum auch ein kurzer subdorsaler Längskamm. Labrum breit, mit abgerundeten Ecken, sein stumpfer Kaudalwinkel ebenfalls etwas abgerundet. Proboscis viel kürzer als die Vorderbeine. Diese grenzen deutlich kürzer als die Mittelbeine aneinander, die Mittelbeine grenzen etwa 2x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich, aber klein und kurz. Vorderflügel spitz. Abdomen der Exuvie ventral nur etwa bis zur Mitte des 5. Abdominalsegmentes verdeckt. Metanotum frontal seicht ausgeschnitten. Sichtbarer Teil der Hinterflügel recht kurz. Abdominale Spiracula liegen am Dorsalrand der Seitenkanten.

9. Abdominalsegment in Ventralansicht lateral mit je einer Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment ohne Borsten, seine Seitenausläufer groß. Kremaster ebenfalls groß, breiter als bei der vorherigen Art.

Raupe miniert in *Carex humilis*, univoltin, Überwinterung im Raupenstadium. Verpuppung an Blättern der Nahrungspflanze.

Trockenwarme, steppenartige Standorte werden bevorzugt.

***Elachista poae* Stainton, 1855 (Abb. 65–70)**

Untersuchtes Material: 5 ♂, 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe mittelschlank, 5,0–5,5 x 1,2–1,4 mm, rotbraun, Weibchen dunkler braun bis schwärzlich. Skulptur mittelfein. Höckerstrukturen hell: am Vertex als Querreihe ausgebildet, am Mesonotum eine Höckergruppe kaudal in der Mitte sowie schwache subdorsale Kämme.

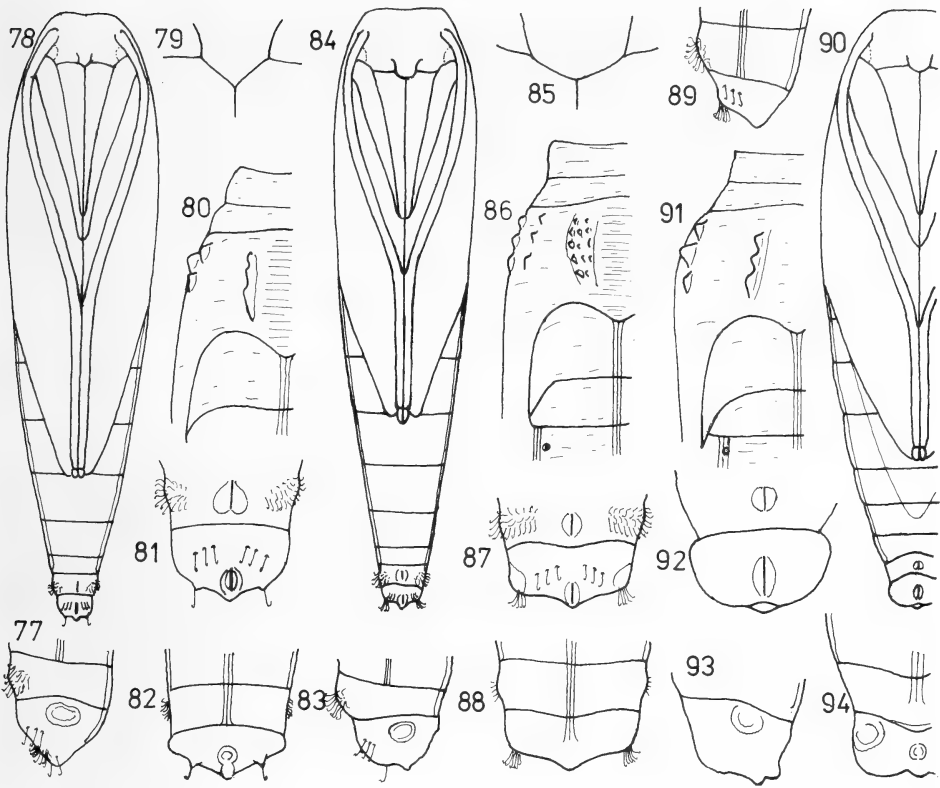


Abb. 77—94: *Elachista diderichiella*, Abb. 78—83: *E. compsa*, Abb. 84—89: *E. elegans*, Abb. 90—94: *E. luticomella*. 77, 83, 89, 93 — Abdomenende in Lateralsicht; 78, 84, 90 — Habitusbild in Ventralsicht; 79, 85 — Labrum und Umgebung; 80, 86, 91 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 81, 87, 92 — Abdomenende in Ventralsicht; 82, 88, 94 — in Dorsalsicht.

Metanotum mäßig stark ausgeschnitten. Die Längskanten sind deutlich und reichen bis zum 8. bzw. bis zur Basis des 9. Abdominalsegmentes, die Dorsalkante ist auch am Metanotum vorhanden. Clypeus relativ kurz. Labrum spitz zulaufend, mit schrägen, gewölbten Seiten. Proboscis spitz und wenig kürzer als die Vorderbeine, die nur kurz aneinandergrenzen. Die Antennae grenzen wenig länger als die Mittelbeine aneinander. Enden der Hinterbeine schmal und relativ lang. Abdomen der Exuvie ventral bis zu $\frac{2}{3}$ des 5. Segmentes verdeckt. Spuren der Bauchbeine der Raupe am 5.—7. Segment erkennbar. 9. und 10. Abdominalsegment ventral mit zahlreichen Haftborsten, am 10. Segment als Querreihe ausgebildet. 10. Segment dorsal mit einem Höcker, lateral mit schwach erhabenen Schwielen. Kremaster als kleiner, schwacher Ausläufer ohne Häkchen erkennbar. Abdomenende in Lateralansicht spitz.

Raupe an *Glyceria*-Arten.

An Gewässern.

***Elachista diderichiella* E. Hering, 1889 (Abb. 71—77)**

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Polen.

Puppe eher schlank, 4,8 x 1,2 mm, rotbraun mit dunkleren Längsstreifen, Exuvie heller, glänzend. Clypeus mit einem rundlichen Fortsatz in der Mitte. Mesonotum lateral mit 3

Höckern, subdorsal und an der Vorderflügelbasis mit Längskämmen. Längskanten am Metanotum und am Abdomen deutlich, die Dorsalkante reicht bis über das 10. Segment. Labrum spitz, seine Seiten gewölbt und schräg. Proboscis spitz und deutlich kürzer als die Vorderbeine. Diese grenzen kurz, die Antennae mehr als doppelt so lang wie die Mittelbeine aneinander. Enden der Hinterbeine ziemlich lang. Abdomen der Exuvie bis über die Mitte des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum mäßig spitz ausgeschnitten, die frontalen Rundungen breit und gewölbt. Querspalten dorsal am Abdomen mit je einer Einbuchtung in der Mitte des Kaudalrandes. 9. Abdominalsegment ventral beiderseits mit je einer runden Hafthäkchengruppe. 10. Segment ventral mit einer Querreihe kräftiger, einzelner Häkchen. Seiten kaudal etwas ausgebuchtet und dort mit je einer Häkchengruppe, dahinter noch beiderseits ein Einzelhäkchen. Abdomenende in Ventralansicht abgestutzt, mit einem kleinen Ausläufer in der Mitte, in den die Analnaht teilweise hineinreicht. Dieser Ausläufer mit einem Häkchenpaar.

Raupe miniert in *Milium effusum*; univoltin.

In lichten Laubwäldern.

***Elachista compsa* Traugott-Olsen, 1974 (Abb. 78—83)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Polen.

Puppe schlank, am Frontalende abgestutzt, etwas konkav. Färbung rötlich braun. Skulptur relativ fein. An den Seiten des Mesonotums einige Höcker und subdorsal je ein unterbrochener Kamm, dazwischen Querrunzeln. Längskanten deutlich, nicht hell, die dorsale endet am 9. Abdominalsegment. Clypeus ohne Höcker. Labrum eckig und spitz, mit steilen Seiten. Proboscis spitz, kürzer als die Vorderbeine, die ziemlich kurz aneinander grenzen; Mittelbeine grenzen etwa 4x kürzer aneinander als die Antennae. Hinterbeine klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum mäßig seicht ausgeschnitten. 9. Abdominalsegment ventral beiderseits mit je einer runden Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment lateral vorgewölbt, mit je einer Schwiele, ventral mit je drei quergestellten Häkchen, die von Pinnacula entspringen. Abdomenende (auch in Lateralansicht) stumpf, in einen kleinen, ziemlich spitzen terminalen Vorsprung (Kremaster) auslaufend. In diesen reicht manchmal die Analnaht teilweise hinein. Lateral davon je ein weiterer Ausläufer mit einem Häkchen an der Spitze.

Raupe an *Melica*-Arten, bivoltin.

In lichten Laubwäldern.

***Elachista elegans* Frey, 1859 (Abb. 84—89)**

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Deutschland.

Puppe 4,1 x 1,0 mm, schlank und frontal abgestutzt. Färbung honiggelb, Exuvie heller. Skulptur mittelgrob; auch die Abdominalsegmente runzelig zellartig skulptiert. Metanotum mit zahlreichen hellen Höckern im Lateral- und Subdorsalbereich. Die dorsale Längskante deutlich, die lateralen schwach, beide hell. Labrum mit steilen Seiten und am Ende abgerundet. Vorderbeine voneinander isoliert und etwa so lang wie die Proboscis. Antennae grenzen etwa 3x länger als die Mittelbeine aneinander. Hinterbeine länger als breit, überragen die Vorderflügel etwas. Abdomen der Exuvie ventral nur bis zur Basis des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht und ziemlich stumpf ausgeschnitten, unregelmäßig gerunzelt. Abdominale Spiracula dorsal der Lateralkanten stehend. Querspalten dorsal am Abdomen auf der Kaudalseite ohne Fortsätze. 9. Abdominalsegment ventral beiderseits mit je einer Gruppe von Hafthäkchen bewehrt. Das 10. Segment kurz und breit, vor der Mitte mit je drei Häkchen, an seinen Ecken je eine Borstengruppe. Am Abdomenende ein kleiner und spitzer Ausläufer, in den auch die Analnaht hineinragt. In Lateralansicht ist das Abdomenende spitz.

Raupe an Gräsern wie *Calamagrostis*, *Bromus*, *Dactylis* und *Milium*.

An offenen Wiesen-Biotopen.

***Elachista luticomella* Zeller, 1839 (Abb. 90—94)**

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Deutschland.

Puppe mittelschlank, 4,6 x 1,2 mm, rötlich braun, Exuvie heller. Skulptur relativ fein. Abdomen mit winzigen Punktgrübchen. Frons lateral mit kleinen Höckern. Am Mesonotum

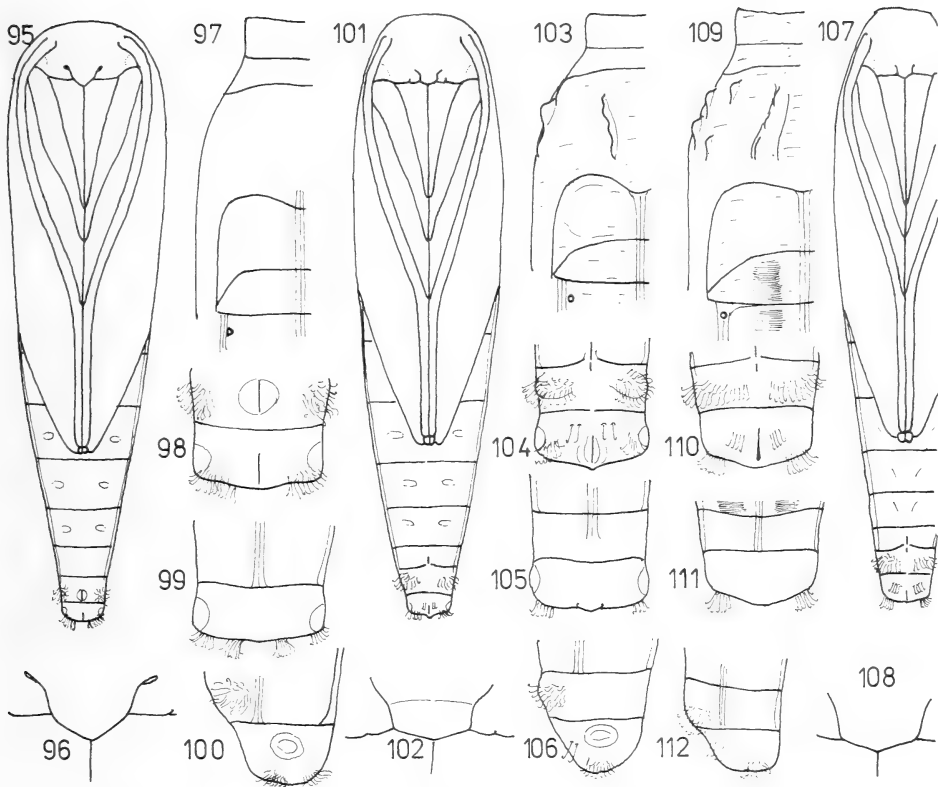


Abb. 95–100: *Elachista albifrontella*, Abb. 101–106: *E. bifasciella*, Abb. 107–112: *E. nobilella*. 95, 101, 107 — Habitusbild in Ventralsicht; 96, 102, 108 — Labrum und Umgebung; 97, 103, 109 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 98, 104, 110 — Abdomenende in Ventralsicht; 99, 105, 111 — in Dorsalsicht; 100, 106, 112 — in Lateralsicht.

nur Höcker, keine Kämme erkennbar. Längskanten an Abdomen und Metanotum schwach. Labrum stumpf abgerundet. Proboscis spitz und kürzer als die Vorderbeine. Diese grenzen kurz, die Mittelbeine kaum 2x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine sichtbar, kurz und ziemlich breit. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 5., bei der Puppe wohl bis zur Mitte des 7. Segmentes verdeckt. Abdomenende ventral ohne Hafthäkchen; diese werden durch die fest haftende letzte Raupenexuvie funktionell vertreten. 10. Segment lateral deutlich vorgewölbt, am Abdomenende ein kurzer Fortsatz, dorsal am 10. Segment ein Höcker. Grenzen zwischen den letzten 3 Segmenten lateral schräg verlaufend.

Raupe an Gräsern wie *Dactylis*, *Festuca*, *Poa* und *Milium*.

Waldränder, buschige Lehnen und Wiesen.

Elachista albifrontella (Hübner, 1817) (Abb. 95–100)

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Dänemark.

Puppe relativ schlank, 4,2 x 1,1 mm, honigbraun, Exuvie heller. Skulptur fein runzelig. Keine Höckerstrukturen vorhanden, Längskanten ziemlich deutlich. Labrum mit gewölbten Seiten und am Ende eher spitz. Vorderbeine deutlich länger als die zugespitzte Proboscis, sie grenzen proximal nur kurz an die Antennae und distal nur kurz aneinander; die Mittelbeine grenzen deutlich länger als die Vorderbeine und mehr als 2x kürzer als die Antennae aneinander.

der. Hinterbeine erkennbar, aber sehr kurz. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Ende des 5. Segmentes verdeckt. Am 5.—7. Segment Spuren der Bauchbeine der Raupe erkennbar. Metanotum seicht und abgerundet ausgeschnitten. Abdominale Spiracula mäßig erhaben. Hafthäkchen ventral am 9. und 10. Abdominalsegment zahlreich und stark, in großen Gruppen lateral, am 10. Segment mehr in seinem Kaudalteil konzentriert. Keine Einzelborsten vorhanden. Am 10. Segment in Lateralansicht je eine Schwiele erkennbar. Dieses Segment ventral breit und stumpf und auch in Lateralansicht stumpf abgerundet.

Raupe an Wiesengräsern wie *Holcus*, *Deschampsia*, *Milium*, *Agrostis*, *Festuca*.

Waldränder, buschige Lehnen und Gärten.

***Elachista bifasciella* Treitschke, 1833 (Abb. 101—106)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus Schweden.

Puppe schlank, 4,0—4,1 x 0,9—1,0 mm, braun, Subdorsalstreifen können etwas dunkler sein. Skulptur relativ fein, runzelig, Abdominalsegmente mit sehr feinen Punktgrübchen. Lateral am Mesonotum je ein Höcker und auch subdorsale Kämme manchmal vorhanden. Längskanten am Abdomen bzw. Metanotum deutlich. Labrum kurz und eckig mit steilen Seiten und am Ende stumpfwinklig. Vorderbeine deutlich länger als die zugespitzte Proboscis, grenzen proximal etwas länger als bei der vorigen Art an die Antennae distal etwas länger aneinander. Die Mittelbeine grenzen etwa 2x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine erkennbar, klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral etwa bis zu $\frac{2}{3}$ des 5. Segmentes verdeckt. Spuren der Raupenbeine vorhanden. Metanotum mittelseicht und abgerundet ausgeschnitten. Abdominale Spiracula schwach erhaben, sie liegen an der Dorsalseite der Lateralkanten. Hafthäkchen ventral am 9. und 10. Abdominalsegment deutlich und zahlreich, am 10. Segment schwächer, eher als Querreihe angeordnet, davor jederseits zwei Einzelhäkchen. 10. Segment stumpf, mit einem angedeuteten Fortsatz am Ende, in Lateralansicht spitzer als bei *E. albifrontella*.

Raupe an Gräsern, insbesondere an *Deschampsia*-Arten.

Schattige Stellen von Nadelwäldern; in Mitteleuropa vorwiegend in Gebirgslagen.

***Elachista nobilella* Zeller, 1839 (Abb. 107—112)**

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Böhmen.

Puppe schlank, 4,2 x 1,0 mm, bräunlichgelb, Exuvie heller. Am Metanotum und am 1.—8. Abdominalsegment breite, dunkle Subdorsalstreifen. Skulptur mittelfein, runzelig, mittlere Abdominalsegmente mit feinen Punktgrübchen. An Vorderflügeln und Beinen vorwiegend quer verlaufende Runzeln. Mesonotum mit mehreren Höckern an den Seiten und je einem Längskamm subdorsal. Längskanten am 1.—9. Abdominalsegment und am Metanotum deutlich. Labrum eckig, mit steilen Seiten, kaudal stumpfwinklig. Vorderbeine länger als die Proboscis, sie grenzen proximal relativ lang an die Antennae; Mittelbeine grenzen etwa 3x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis $\frac{2}{3}$ des 5. Segmentes, bei der Puppe wahrscheinlich bis zum 7. Segment verdeckt. Spuren der Bauchbeine nicht erkennbar. Abdominale Spiracula wenig erhaben und auf der Dorsalseite der Lateralkanten nahe dem Frontalrand der Segmente liegend. Hafthäkchen am 9. und 10. Abdominalsegment zahlreich und deutlich, am 10. Segment in 2 Gruppen, die vordere frontolateral bis lateral nahe der Analnaht stehend. Abdomenende stumpf abgerundet und ohne zentralen Fortsatz, in Lateralansicht am Ende stumpf und leicht konkav.

Raupe an Gräsern wie *Deschampsia*, *Bromus* und *Festuca*, auch an *Carex*-Arten.

Im Halbschatten der Wälder.

***Elachista apicipunctella* Stainton, 1849 (Abb. 113—117)**

Untersuchtes Material: 4 ♂, 4 ♀ aus Deutschland und Polen.

Puppe 3,8—4,0 x 0,9—1,1 mm, nur wenig gedrungener als die vorherigen, orange-braun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein, gerunzelt, mittlere Abdominalsegmente mit feinen Punktgrübchen. Mesonotum mit lateralen Höckern und je einem subdorsalen Kamm. Längskanten relativ schwach. Labrum eckig, Seiten steil, Spitze stumpfwinklig. Vorderbeine länger als die

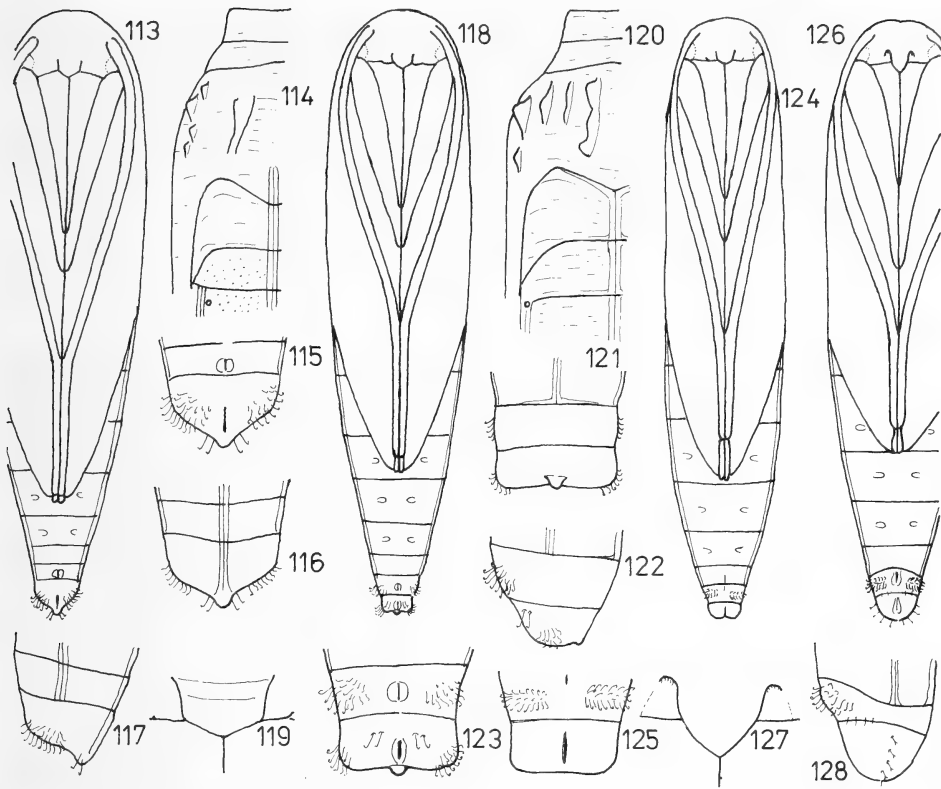


Abb. 113—117: *Elachista apicipunctella*, Abb. 118—123: *E. subnigrella*, Abb. 124, 125: *E. humilis*, Abb. 126—128: *E. argentella*. 113, 118, 124, 126 — Habitusbild in Ventralsicht; 114, 120 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 115, 123, 125 — Abdomenende in Ventralsicht; 116, 121 — in Dorsalsicht; 117, 122, 128 — in Lateralsicht; 119, 127 — Labrum und Umgebung.

spitze Proboscis, sie grenzen proximal lang an die Antennae; Mittelbeine grenzen kaum halb so lang wie die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine recht klein. Abdomen der Exuvie ventral bis $\frac{2}{3}$ des 6. Segmentes verdeckt. Spuren der Bauchbeine der Raupe nur schwach erkennbar. Metanotum mittelseicht ausgeschnitten. Abdominale Spiracula etwas dorsal der Seitenkanten und ziemlich weit vom Frontalrand der Segmente stehend, kaum erhaben. Nur das 10. Abdominalsegment ventral mit Hafthäkchen, diese fein und zahlreich. Abdomenende spitz. Ein kleiner Kremaster mit 2 Paar von Einzelhäkchen vorhanden.

Raupe an Gräsern wie *Festuca*, *Brachypodium*, *Milium*, *Poa*, auch an *Luzula pilosa*.
Lichte Waldstellen.

***Elachista subnigrella* Douglas, 1853 (Abb. 118—123)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe schlank, 4,1—4,2 x 0,9—1,0 mm, Frontalende abgerundet. Färbung rotbraun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein bis mittelgrob, gerunzelt. Adern der Vorderflügel etwas erhaben. Höckerstrukturen kräftig, teilweise länglich, nur am Mesonotum vorhanden. Längskanten deutlich. Am Labrum die Ecken und die Kaudalspitze abgerundet. Vorderbeine deutlich länger als die zugespitzte Proboscis, sie grenzen proximal lang an die Antennae; die Mittel-

beine grenzen etwa 2x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich, länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht und stumpfwinklig ausgeschnitten. Abdominale Spiracula klein und kaum erhaben, dorsal an der Seitenkante nahe dem Frontalrand der Segmente liegend. Hafthäkchen ventral am 9. und 10. Abdominalsegment zahlreich und in Gruppen konzentriert. Am 10. Segment liegen sie an den Kaudalecken; außerdem je 2 Einzelhäkchen frontolateral der Analnaht. Abdomenende in Dorsalansicht breit und recht stumpf, Ecken abgerundet, ein kleiner und kurzer Kremaster angedeutet; in Lateralansicht eher spitz zulaufend.

Raupe an Gräsern wie *Bromus*, *Avena*, *Festuca*, bivoltin.

An trockenwarmen, offenen Standorten, mit Vorliebe auf Kalksubstrat.

***Elachista humilis* Zeller, 1850 (Abb. 124—125)**

Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe recht schlank, 3,4 x 0,7 mm, Frontal- und Kaudalende abgestutzt, Färbung hellbraun. Skulptur mittelfein. Labrum abgerundet. Vorderbeine länger als die zugespitzte Proboscis, sie grenzen proximal lang an die Antennae; die Mittelbeine grenzen distal nur wenig kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine auffallend groß und lang. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. 9. Abdominalsegment mit quer angeordneten Gruppen von Häkchen, diese fehlen am 10. Segment. Abdomenende stumpf, ohne Kremaster.

Raupe an Gräsern wie *Poa*, *Agrostis*, *Festuca* und *Holcus*, soll auch an *Carex*-Arten leben.

An Wiesen-Biotopen.

***Elachista monosemiella* (Rössler, 1881) (Abb. 132—136)**

(= *E. cerusella* Hübner, 1796, nom. praeocc.)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Deutschland.

Puppe 5,3—5,5 x 1,4—1,5 mm, ziemlich schlank, Vorder- und Hinterende abgestutzt. Färbung dunkel- bis schwarzbraun, Exuvie heller, Skulptur mäßig grob. Am Mesonotum im Subdorsal- und Lateralbereich mit relativ zahlreichen weißlichen Höckern. Längskanten deutlich, die Seitenkanten hell gefärbt. Labrum eckig, mit steilen Seiten, kaudal relativ spitz. Vorderbeine deutlich länger als die Proboscis, sie grenzen etwa 2x kürzer als die Mittelbeine und diese etwa 3x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine mittelkurz. Abdomen der Exuvie ventral bis etwa zu $\frac{2}{3}$ des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum frontal mäßig seicht und relativ spitz ausgeschnitten. Abdominale Spiracula liegen dicht am Dorsalrand der Seitenkanten. 9. Abdominalsegment beiderseits mit je einer großen Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment ohne Häkchen und abgerundet, in Lateralansicht bauchig und am Ende ziemlich spitz. An diesem Segment haftet die letzte Raupenhaut und ersetzt die fehlenden Hafthäkchen.

Raupe an Gräsern wie *Phragmites*, *Phalaris*, *Festuca*, *Dactylis*, *Poa* und *Holcus*; bivoltin.

An feuchten Standorten.

***Elachista argentella* (Clerck, 1759) (Abb. 126—131)**

Untersuchtes Material: 3 ♂, 3 ♀ aus Deutschland.

Puppe mittelschlank, 5,1—5,5 x 1,2—1,5 mm, hellbraun mit deutlichen suprastigmatalen und sublateralen Längsstreifen, aber ohne wesentliche Höckerstrukturen. Längskanten kräftig: die dorsale beginnt schon am Vertex und endet am Frontalrand des 9. Abdominalsegments. Labrum mit abgerundeten Ecken und scharfer Spitze. Vorderbeine viel länger als die Proboscis, sie grenzen proximal lang an die Antennae, distal länger als die Mittelbeine und fast so lang wie die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine lang und distal etwas verdickt. Abdomen der Exuvie bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum frontal mäßig seicht ausgeschnitten. Abdominale Spiracula dorsal der Lateralkanten. 9. Abdominalsegment beiderseits mit je einer quergestellten Gruppe zahlreicher Hafthäkchen, die sich median einander nähern. 10. Segment am Ende abgerundet oder schwach konkav, auch in Lateralansicht abgerundet und mit zahlreichen Einzelhäkchen besetzt.

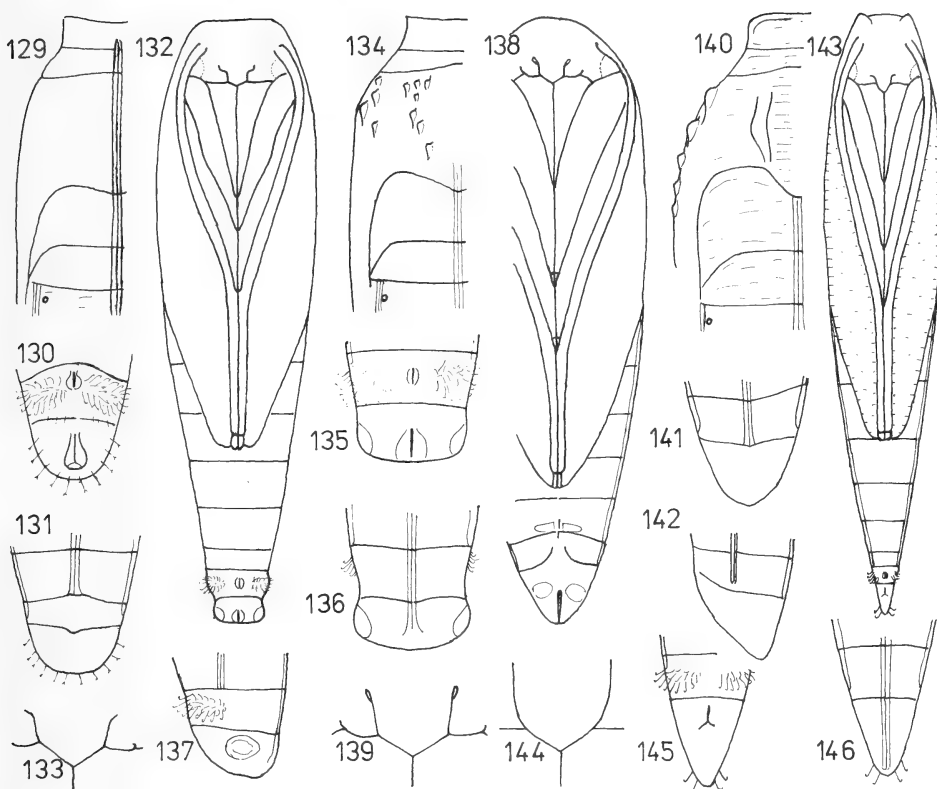


Abb. 129—131: *Elachista argentella*, Abb. 132—137: *E. monosemiella*, Abb. 138—139, 141—142: *E. pollinariella*, Abb. 140, 143—146: *E. disemiella*. 129, 134, 140 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 130, 135, 145 — Abdomenende in Ventralsicht; 131, 136, 141, 146 — in Dorsalsicht; 132, 138, 143 — Habitusbild in Ventralsicht; 133, 139, 144 — Labrum und Umgebung; 137, 142 — Abdomenende in Lateralsicht.

Raupe an mehreren Vertretern der Poaceae, univoltin.
Parklandschaft, buschige Lehnen.

***Elachista pollinariella* Zeller, 1839 (Abb. 138—139, 141—142)**

Untersuchtes Material: 2 ♀ aus Deutschland.

Puppe mäßig gedrungen, vorne abgerundet, hinten eher zugespitzt, 3,2—3,4 x 0,9—1,1 mm. Färbung braun, Exuvie heller. Skulptur fein, am Abdomen papillös. Keine Höckerstrukturen vorhanden. Dorsal- und Laterallängskanten deutlich, kaudal bis zum Hinterrand des 9. Abdominalsegmentes erkennbar. Labrum spitz, eckig, mit steilen Seiten. Vorderbeine viel länger als die Proboscis, sie grenzen proximal lang an die Antennae und distal etwas länger als die Mittelbeine aneinander, diese wiederum grenzen weniger als halb so lang aneinander wie die Antennae. Vorderhüften und Mittelhüften erkennbar. Enden der Hinterbeine länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral bis zur Hälfte des 7. Segmentes verdeckt. Metanotum tief (etwa $\frac{1}{3}$ seiner Länge) abgerundet ausgeschnitten. Abdominale Spiracula dicht dorsal der Lateralkanten stehend. Abdomenende ohne Hafthäkchen. 10. Segment aus Lateralsicht spitz zulaufend, distal abgerundet.

Raupe an Poaceae wie *Festuca*, *Trisetum*, *Brachypodium* und *Poa*, univoltin.

In der Randzone von Laubwäldern und an buschigen Lehnen. Trockenere Standorte werden bevorzugt.

***Elachista disemiella* Zeller, 1847 (Abb. 140, 143–147)**

Untersuchtes Material: 3 ♂, 2 ♀ aus Frankreich.

Puppe recht schlank, 6–7 x 1,1–1,3 mm, vorne abgestutzt mit je einem Seitenhöcker, hinten sehr spitz zulaufend. Färbung schilfbraun. Vorderflügel dunkler, mit hellen Adern. Subdorsallängsstreifen und Längskanten hell. Skulptur mittelfein bis mittelgrob, vorwiegend quer verlaufend, am Abdomen unregelmäßig gefurcht. Mesonotum mit Höckern an den Seiten und je einem subdorsalen Kamm. Längskanten deutlich. Labrum spitz, mit gewölbten Seiten. Proboscis kurz. Vorderbeine grenzen proximal lang an die Antennae und distal etwa gleichlang wie die Mittelbeine aneinander, die Antennae mehr als doppelt so lang. Hinterbeine klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 4. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht ausgeschnitten. Abdominale Spiracula liegen im Dorsalteil der Seitenkanten. 9. Abdominalsegment mit je einer Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment lang und spitz, nur mit zwei Paaren von Einzelhäkchen.

Raupe an *Deschampsia* spp.

***Elachista bedellella* (Sircom, 1848) (Abb. 148–153)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Deutschland.

Puppe mäßig gedrungen, 3,1–3,3 x 0,8–0,9 mm, vorne abgerundet, hinten spitzer zulaufend. Färbung rotbraun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein, am Abdomen nicht grübchenförmig. Längskanten deutlich, die dorsale auch am Mesonotum und am 10. Abdominalsegment erkennbar. Mittlere Abdominalsegmente auch mit Querkanten; dort, wo sich Seiten- und Querkanten treffen, liegen die Spiracula (Abb. 151). Keine Höckerstrukturen an Kopf und Thorax vorhanden. Labrum eckig, kaudal spitz, seine Seiten steil. Vorderbeine deutlich länger als die kurze und spitze Proboscis, sie grenzen proximal kurz an die Antennae, diese grenzen distal etwa doppelt so lang aneinander wie die Mittelbeine. Enden der Hinterbeine klein und kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht und abgerundet ausgeschnitten. Abdomenende ohne Hafthäkchen, fest in der letzten Raupenhaut haftend. 10. Segment in Dorsalansicht spitz, in Lateralansicht am Ende eher abgerundet.

Raupe an Gräsern wie *Arrhenaterum*, *Poa*, *Festuca* und *Phleum*, bivoltin.

An trockeneren, grasreichen Lehnen und Wiesen.

***Elachista megerella* (Hübner, 1810) (Abb. 154–159)**

Untersuchtes Material: 3 ♂, 2 ♀ aus Polen und Böhmen.

Puppe mäßig gedrungen, vorne und hinten abgerundet, 3,5–4,1 x 1,0–1,2 mm. Färbung braun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein. Abdomen mit ganz feinen Punktgrübchen. Frons, Antennae und Vorderflügel auf manchen Adern mit Höckern. Mesonotum mit großen Höckern und je einem subdorsalen Längskamm. Längskanten und auch Querkanten an mittleren Abdominalsegmenten deutlich, Dorsalkante ebenfalls am 10. Abdominalsegment erkennbar. Abdominale Spiracula liegen am Dorsalrand der Seitenkanten, kaudal der Abzweigungstelle der Querkanten. Labrum stumpfwinklig und eckig, seine Seiten steil. Proboscis länger als die Vorderbeine, diese grenzen proximal lang an die Antennae. Die Mittelbeine grenzen distal etwa $\frac{1}{2}$ so lang wie die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine etwas länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral etwa bis zu $\frac{2}{3}$ des 6. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht und breit ausgeschnitten. 9. Abdominalsegment ventral beiderseits mit je einem erhabenen Querwall, dieser mit relativ wenigen Hafthäkchen. Auch am 10. Segment ventrolateral je eine Hafthäkchengruppe. Abdomenende — auch in Lateralansicht — abgerundet, mit einem Paar größerer Einzelhäkchen.

Raupe an Poaceae und *Carex*-Arten, bivoltin.

In der Randzone von Laubwäldern.

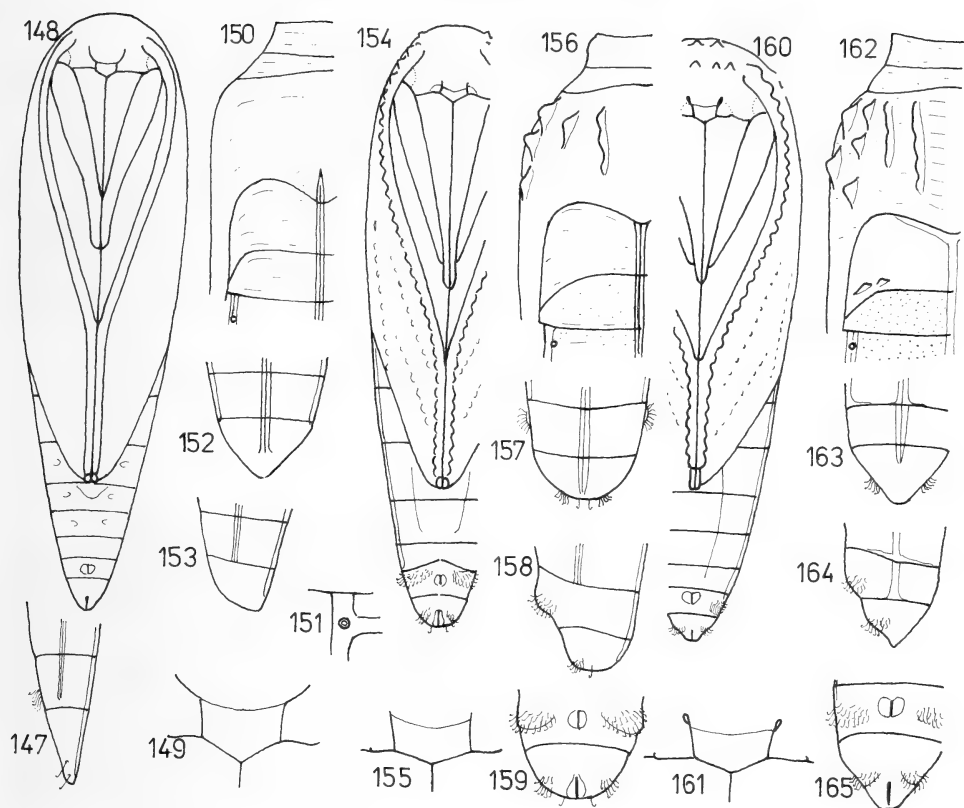


Abb. 147—165: *Elachista disemiella*, Abb. 148—153: *E. bedellella*, Abb. 154—159: *E. megerella*, Abb. 160—165: *E. unifasciella*. 147, 153, 158, 164 — Abdomenende in Lateralsicht; 148, 154, 160 — Habitusbild in Ventralsicht; 149, 155, 161 — Labrum und Umgebung; 150, 156, 162 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 151 — abdominales Spiraculum und Umgebung; 152, 157, 163 — Abdomenende in Dorsalsicht; 159, 165 — in Ventralsicht.

***Elachista unifasciella* (Haworth, 1828) (Abb. 160—165)**

Untersuchtes Material: 1 ♂, 2 ♀ aus Polen.

Puppe eher gedrungen, vorne abgerundet, hinter spitzer, rotbraun gefärbt, Exuvie heller, Skulptur relativ fein. Abdomen mit sehr feinen Punktgrübchen. Frons und Clypeus, Antennae und auch Flügeladern mit Höckern. Am Mesonotum starke Seitenhöcker und darüber Längskämme. Auch am Metanotum 2 kleine Höcker. Abdomen mit Längs- und Querkanten. Spiracula liegen an den Seitenkanten, kaudal der Abzweigungsstelle der Querkanten. Labrum mit steilen Seiten und abgerundeten Ecken. Proboscis spitz und etwas länger als die Vorderbeine. Diese grenzen proximal lang an die Antennae, die Mittelbeine distal relativ wenig (etwa um $\frac{1}{3}$) kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine schmal und viel länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum seicht und stumpfwinklig ausgeschnitten. 9. und 10. Abdominalsegment mit je zwei Gruppen schwacher Hafthäkchen. 10. Segment — auch in Lateralansicht — ziemlich spitz.

Raupe an *Dactylis glomerata* und *Brachypodium sylvaticum*, univoltin.

Randzone von Waldbeständen und Parkanlagen.

Elachista gangabella Zeller, 1850 (Abb. 166—171)

Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Dänemark.

Puppe mittelschlank, 5,0 x 1,4 mm, ockerbraun, Exuvie heller. Skulptur eher fein. Am Abdomen sehr feine Grübchenskulptur. Mesonotum mit Seitenhöckern und Subdorsalkamm. Labrum abgerundet. Proboscis spitz und etwas länger als die Vorderbeine. Diese grenzen proximal mäßig lang an die Antennae, die Mittelbeine distal kaum halb so lang wie die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine der untersuchten Puppe kaum erkennbar. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum ziemlich tief (zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge) abgeschnitten. Abdominale Spiracula liegen am Dorsalrand der Seitenkanten, kaudal der Abzweigstelle der Querkanten. 9. und 10. Abdominalsegment ventral mit je zwei Gruppen feiner Hafthäkchen. Abdomenende stumpf abgerundet, in Dorsalansicht mit einem kleinen zentralen Fortsatz, in Lateralansicht auf der Ventralseite konkav.

Raupe an *Dactylis glomerata*, auch an *Brachypodium silvaticum* und *Melica nutans*, univoltin.

Randzone von Waldbeständen.

Elachista subalbidella Schläger, 1847 (Abb. 172—177)

Untersuchtes Material: 3 ♂, 7 ♀ aus Österreich und Deutschland.

Puppe eher schlank, 3,3—4,7 x 0,8—1,4 mm, das Weibchen kleiner und heller als das Männchen. Färbung rotbraun, Exuvie heller, subdorsale Längsstreifen beim Weibchen gelblich. Skulptur vorwiegend quengerunzelt. Antennae und Seiten des Mesonotums mit Höckern, Mesonotum subdorsal außerdem mit Längskämmen. Längskanten deutlich, die dorsale reicht bis zum Kaudalende des 9. Abdominalsegmentes. Labrum lateral abgerundet, am Ende etwas zugespitzt. Proboscis weniger spitz als die der vorigen Art und mit den Vorderbeinen fast gleich lang. Diese grenzen proximal mäßig lang an die Antennae, die Mittelbeine grenzen distal etwa 3x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine deutlich und länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 6. Segmentes (oder noch etwas darüber hinaus) verdeckt. Metanotum relativ tief (zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge) abgeschnitten, mit steilen Seiten. Abdominale Spiracula klein, an der Dorsalseite der Lateralanten liegend. 9. und 10. Abdominalsegment mit je einer Gruppe feiner Häkchen. Am 10. Segment entspringen sie von stumpfen Vorwölbungen. 10. Segment am Ende zugespitzt, mit vier Einzelhäkchen, Analfeld erhaben. In Lateralansicht ist der Bereich kaudal vom Analfeld leicht konkav.

Raupe an Poaceae wie *Brachypodium*, *Poa*, *Melica*, univoltin.

Auf feuchten Wiesen und Mooren.

Elachista bisulcella Duponchel, 1843 (Abb. 178—183)

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Polen.

Puppe schlank, 4,2 x 1 mm, frontal abgestutzt, braun gefärbt. Skulptur mittelfein bis mittelhoch, aus Runzeln und an den mittleren Abdominalsegmenten auch aus feinen Punktgrübchen bestehend. Vorderflügel relativ rau, mit hervortretenden Adern. Ohne deutliche Höckerstrukturen. Längskanten entwickelt, die dorsale schon am Mesonotum sichtbar und bis zum Kremaster reichend. Labrum abgerundet, mit gewölbten Seiten. Proboscis länger als die Vorderbeine, die proximal lang an die Antennae grenzen. Letztere grenzen etwa 3x länger als die Mittelbeine aneinander. Enden der Hinterbeine kurz. Abdomen der Exuvie ventral nur zur Hälfte des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum tief abgeschnitten. Abdominale Spiracula dorsal der Seitenkanten, ziemlich weit kaudal verschoben. 9. Abdominalsegment beiderseits mit je einer großen Gruppe von Hafthäkchen, 10. Segment ohne Hafthäkchengruppen, aber distal mit 2 Paar Einzelhäkchen. Analfeld erhaben. Seiten mit je einem hervorstehenden, kahlen Höcker. Kremaster groß, löffelförmig. In Lateralansicht ist das 10. Segment auf der Ventralseite — kaudal der Lateralhöcker — stark abgeschnitten.

Raupe an *Deschampsia*, *Brachypodium*, *Calamagrostis*, auch an *Carex*-Arten; uni- oder bivoltin.

Randzonen von Wäldern und Waldlichtungen.

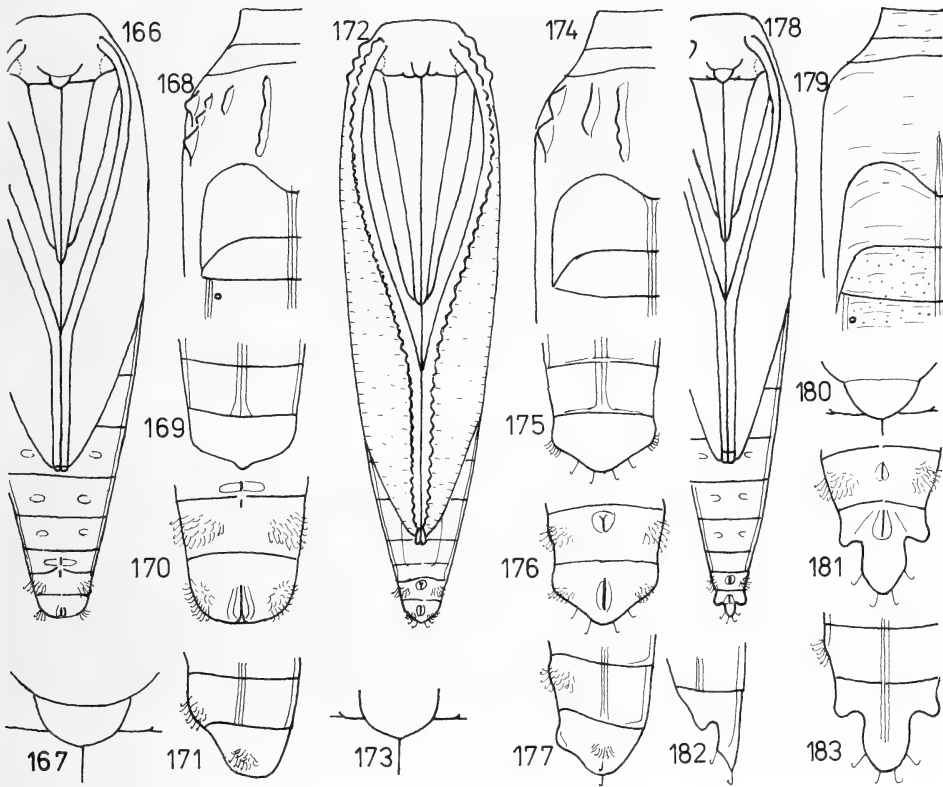


Abb. 166—171: *Elachista gangabella*, Abb. 172—177: *E. subalbidella*, Abb. 178—183: *E. bisulcella*. 166, 172, 178 — Habitusbild in Ventralsicht; 167, 173, 180 — Labrum und Umgebung; 168, 174, 179 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 169, 175, 183 — Abdomenende in Dorsalsicht; 170, 176, 181 — in Ventralsicht; 171, 177, 182 — in Lateralsicht.

Elachista trapeziella Stainton, 1849 (Abb. 213—219)

Untersuchtes Material: 2 ♂, 2 ♀ aus Polen und Dänemark.

Puppe ventral abgeflacht, 4,0—4,3 x 1,0—1,2 mm, mittelschlank. Frontalteil löffelförmig, Clypeus stark verlängert. Färbung rostgelbbraun. Skulptur relativ grob, stark quervergerunzelt, am Abdomen zellenartig. Labrum lang, mit gewölbten Seiten, am Ende abgerundet. Mandibulæ deutlich. Proboscis kurz und stumpf, mit den Vorderbeinen etwa gleich lang. Antennae und auch die relativ langen Enden der Hinterbeine wesentlich kürzer als die spitz zulaufenden Vorderflügel. Antennae grenzen distal nur wenig länger aneinander als die Mittelbeine. Abdomen der Exuvie ventral bis fast zum Kaudalrand des 5. Segmentes verdeckt. Am 5.—7. Abdominalsegment deutliche Spuren der Bauchbeine der Raupe erkennbar. Metanotum frontal nicht ausgeschnitten. Abdominale Spiracula etwas eingesunken. Das 8. Abdominalsegment ventral schmal, 9. und 10. Segment mit großen Polstern von Hafthäkchen. Kremaster groß, flach, am Ende abgerundet, mit 2 Paaren von Einzelhäkchen. Auch lateral am 10. Segment jederseits ein längeres Einzelhäkchen. Abdomenende in Lateralansicht aufwärts gebogen, spitz.

Raupe an *Luzula* spp., univoltin.

In unterschiedlichen Waldtypen.

Elachista cinereopunctella (Haworth, 1828) (Abb. 196–200)

Untersuchtes Material: 5 ♂ aus Deutschland.

Puppe mittelschlank, vorne zugespitzt, hinten stark verjüngt, 4,5–5,0 x 1,1–1,3 mm. Färbung orangebraun. Skulptur mittelfein bis mittelgrob, runzelig. Längskanten deutlich, die dorsale verläuft vom Vertex bis zur Kremasterbasis. An Pro- und Mesonotum (an der Flügelwurzel) je ein Höcker. Labrum mittellang, eckig, mit steilen Seiten, kaudal stumpfwinklig. Proboscis spitz, länger als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen etwa 3x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine etwas länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral bis zur Hälfte des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge spitz ausgeschnitten. Abdominale Spiracula etwas erhaben, dorsal der Lateralkante und ziemlich weit kaudal stehend. 9. Abdominalsegment beiderseits mit einer großen Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment lateral mit je einem Einzelhäkchen. Kremaster groß, abgeflacht, elliptisch und an der Basis etwas eingeschnürt, distal mit einem Häkchenpaar.

Raupe an *Carex*-Arten, insbesondere *C. flacca*, angeblich auch an manchen Poaceae. An sumpfigen, aber auch an sandigen Standorten oder auf Kalkböden.

Elachista ornithopodella Frey, 1856 (Abb. 201–206)

Untersuchtes Material: 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe mittelschlank, 4,2 x 1,1 mm, Frontalende abgestutzt, etwas eckig, leicht konkav. Färbung rötlichbraun. Skulptur mittelfein, runzelig. Keine Höckerstrukturen vorhanden. Längskanten deutlich, die dorsale endet am Kremaster. Labrum mittellang, abgerundet. Proboscis spitz und kürzer als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen mehr als 3x so kurz wie die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis zur Hälfte des 6. Segmentes verdeckt. Metanotum dorsal etwa zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge ausgeschnitten, der Ausschnitt stumpfwinklig, mit geraden Seiten. 9. Segment ventrolateral mit je einer Gruppe von feinen Hafthäkchen, diese fehlen jedoch am 10. Segment. Analfeld groß. Kremaster kurz und breit, mit drei spitzen Lappen. Die Seitenlappen mit je einem, der mittlere Lappen mit zwei Paaren von Einzelhäkchen.

Raupe an *Carex ornithopoda*.

In Wäldern.

Elachista freyi Staudinger, 1870 (Abb. 207–212)

Untersuchtes Material: 3 ♂, 3 ♀ aus Deutschland und Mähren.

Puppe mittelschlank, frontal zugespitzt, 3,8–4,4 x 0,9–1,2 mm, braun gefärbt. Skulptur mäßig grob, runzelig. Längskanten stark, die dorsale läuft bis in den Kremaster. Labrum kantig, mit steilen Seiten, am Ende stumpfwinklig. Proboscis länger als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen fast 3x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine kurz. Abdomen der Exuvie ventral bis zur Hälfte des 5. Segmentes verdeckt. Metanotum zu $\frac{1}{3}$ seiner Länge ausgeschnitten. Abdominale Spiracula etwas erhaben, dorsal der Lateralkanten und weit vom Frontalrand der Segmente entfernt liegend. 9. Abdominalsegment ventrolateral mit je einer großen Gruppe von Hafthäkchen. 10. Segment ohne Häkchengruppen, mit je einem seitlichen Fortsatz, dieser am Ende nur mit einem Häkchen. Kremaster groß und flach, an der Basis eingeschnürt, mit zwei seitlichen und zwei distalen Lappen, die je ein Häkchen tragen. Abdomen in Lateralansicht spitz.

Raupe an *Carex*-Arten, insbesondere an *Carex humilis*; univoltin.

An trockenwarmen Standorten.

Elachista utonella Frey, 1856 (Abb. 190–195)

Untersuchtes Material: 2 ♂ aus Mähren.

Puppe schlank, 4,5–4,6 x 0,7–1,0 mm, braun bis rotbraun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein. Labrum kurz, eckig, mit steilen Seiten, kaudal stumpfwinklig. Proboscis länger als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen etwa 2x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine kurz. Abdomen der Exuvie ventral nur bis zum ersten Drittel des 5. Segmentes verdeckt. Am 5.–7. Abdominalsegment sind die Bauchbeine der Raupe angedeutet. Vertex kürzer als das Pronotum. Metanotum nur etwa zu $\frac{1}{4}$ seiner Länge abgerundet ausgeschnitten.

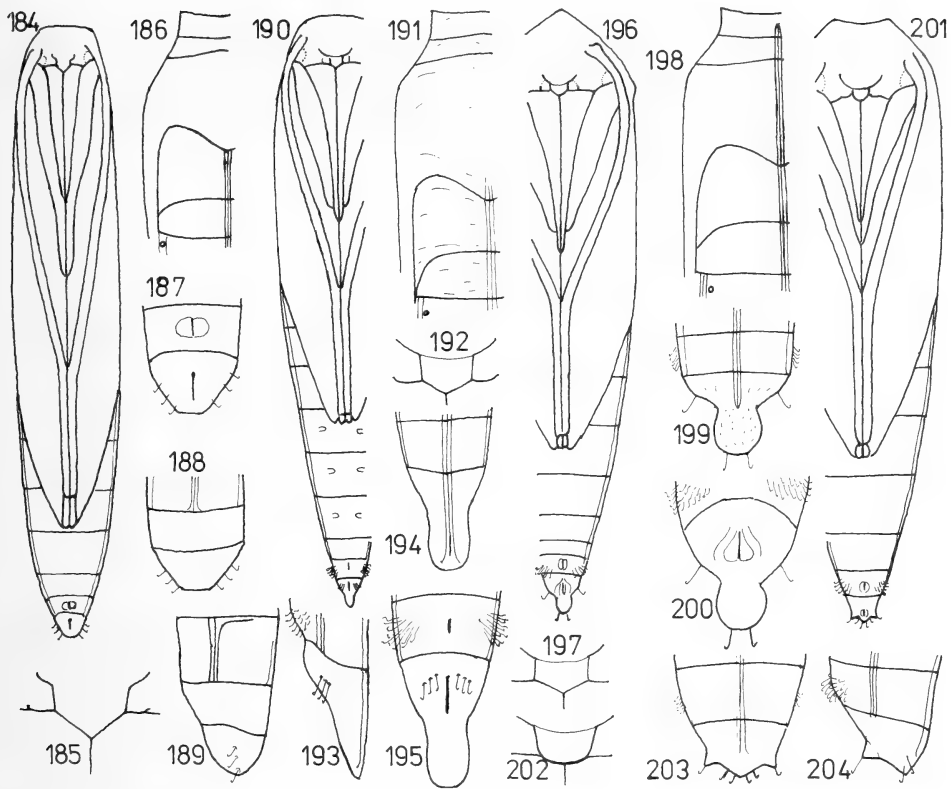


Abb. 184—189: *Elachista* sp., Abb. 190—195: *Elachista utonella*, Abb. 196—200: *E. cinereo-punctella*, Abb. 201—204: *E. ornithopodella*. 184, 190, 196, 201 — Habitusbild in Ventralsicht; 185, 192, 197, 202 — Labrum und Umgebung; 186, 191, 198 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 187, 195, 200 — Abdomenenende in Ventralsicht; 188, 194, 199, 203 — in Dorsalsicht; 189, 193, 204 — in Lateralsicht.

Abdominale Spiracula etwas erhaben und dorsal der Seitenkanten stehend. 9. Abdominalsegment ventral beiderseits mit je einer großen Gruppe von Hafthäkchen. Einige größere Einzelhäkchen auch am 10. Segment frontal des Analfeldes. Kremaster groß und löffelförmig, basal etwas eingeschnürt und ohne Häkchen, die Dorsalkante läuft fast bis zu seinem Ende. In Lateralsicht ist das Abdomenenende relativ spitz.

Raupe an *Carex*-Arten.

An feuchten und moorigen Wiesenstandorten.

Elachista spec. (Abb. 184—189)

Im Museum für Naturkunde, Berlin (Coll. Hinneberg) als „*Elachista disquei* n. spec.“ bezeichnet.

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe sehr schlank, vorne und hinten abgestutzt, 4—4,3 x 0,7—0,8 mm, dunkel rotbraun, glänzend. Skulptur mittelfein, runzelig, keine Höckerstrukturen vorhanden. Grenze zwischen Frons und Vertex kantig ausgebildet. Dorsallängskante flach. Labrum eckig, am Ende spitz, Seiten steil. Proboscis kurz und spitz, viel kürzer als die Vorderbeine. Diese grenzen proximal ziemlich lang an die Antennae und distal etwa genau so lang wie die Mittelbeine aneinander,

die Antennae nicht ganz doppelt so lang. Enden der Hinterbeine viel länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral fast bis zum Kaudalrand des 6. Segmentes verdeckt. Metanotum mäßig seicht und abgerundet ausgeschnitten. Das 5.—7. bzw. 8. Abdominalsegment mit sublateralen Längsleisten, die an der Basis dieser Segmente einen Dorsalausläufer bilden. 9. Abdominalsegment ohne Hafthäkchen, das 10. Segment nur mit einigen endständigen Einzelhäkchen. Es ist relativ stumpf gerundet, auch in Lateralansicht.

Angaben zur Bionomie liegen nicht vor.

Gattung *Cosmiotes* Clemens, 1860

Gattungscharakteristik nur anhand einer untersuchten Art: Puppen denen der Gattung *Elachista* morphologisch ähnlich, aber mit stark hervorstehenden abdominalen Spiracula (Abb. 220—223). Dorsal- und Laterallängskanten vorhanden (Abb. 222, 224). Abdomenende nur mit Einzelhäkchen.

Raupen an verschiedenen Poaceae. Verpuppung in einem flachen Kokon aus Gespinstfäden.

Von etwa fünf mitteleuropäischen Arten konnte nur die folgende untersucht werden.

Cosmiotes freyerella (Hübner, 1825) (Abb. 220—226)

Untersuchtes Material: 1 ♂, 1 ♀ aus Deutschland.

Puppe mäßig gedrungen, 3,5—3,7 x 1,1—1,3 mm, rotbraun, Exuvie heller. Skulptur mittelfein aus Runzeln und winzigen Punktgrübchen. Höckerstrukturen am Mesonotum deutlich, je ein Höckerpaar auch an Frons und Vertex. Längskanten an Abdomen und Metanotum ziemlich stark ausgeprägt. Labrum spitz zulaufend, Seiten gleichmäßig gewölbt. Proboscis wenig länger als die Vorderbeine. Mittelbeine grenzen distal etwa 2 x kürzer als die Antennae aneinander. Enden der Hinterbeine länger als breit. Abdomen der Exuvie ventral bis zum Kaudalrand des 6. Segmentes, bei der Puppe wahrscheinlich auch das 7. Segment verdeckt. Metanotum ziemlich stark und abgerundet ausgeschnitten. Abdominale Spiracula stark erhaben, an der Dorsalseite der Lateralkanten stehend. Ventral am 10. Segment nur eine Querreihe von Einzelhäkchen. Ein kleiner Kremaster, ohne Häkchen, vorhanden.

Raupe an Gräsern wie *Poa*, *Festuca* und *Koehleria*. Verpuppung in einem dünnen Kokon außerhalb der Mine, bivoltin.

Auf feuchten Wiesen und ähnlichen Habitaten.

Diskussion

Die fünf untersuchten Gattungen der Familie Elachistidae lassen sich anhand der Puppenmerkmale deutlich unterscheiden. Die Eigenständigkeit der Gattung *Bisela-chista* Traugott-Olsen & Nielsen, 1977, begründet durch relativ geringfügige Merkmale der ♂ und ♀ Genitalien sowie der Flügelzeichnung, konnte hingegen nicht bestätigt werden. Die in ihr zusammengefaßten Arten lassen sich anhand der Puppenmerkmale jedenfalls nicht eindeutig von den übrigen *Elachista*-Arten trennen. Auch Karsholt & Razowski (1996) vereinigen beide Gattungen wieder, was jetzt durch die puppenmorphologischen Befunde bestätigt werden kann. Auch die sehr ähnliche Biologie beider Artengruppen spricht für deren Zusammenfassung.

Die Gattung *Cosmiotes* ist nach dem von Traugott-Olsen & Nielsen in der oben erwähnten Arbeit publizierten Stammbaum nächstverwandt mit der Gattung *Elachista*. Dies kann auch durch die Puppenmorphologie bestätigt werden, obwohl die Unterschiede zwischen den Puppen beider Gattungen deutlicher ausgeprägt sind als die der Imagines. Leider konnte bisher nur eine *Cosmiotes*-Art untersucht werden,

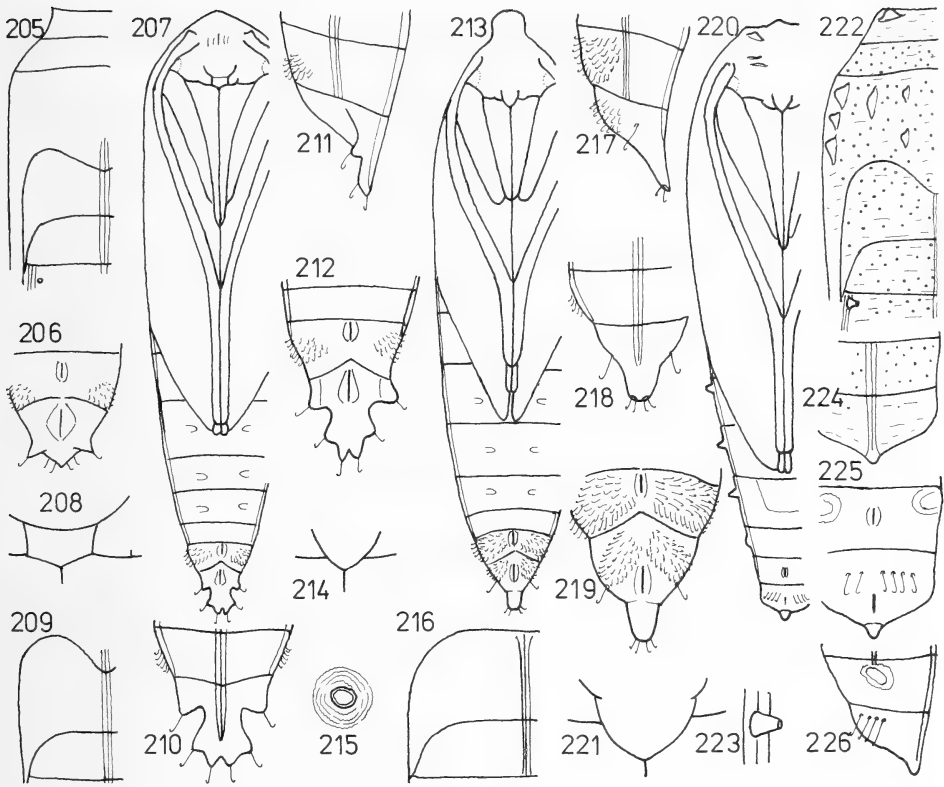


Abb. 205—206: *Elachista ornithopodella*, Abb. 207—212: *E. freyi*, Abb. 213—219: *E. trapeziella*, Abb. 220—226: *Cosmiotes freyerella*. 205, 222 — Vertex, Notum und Abdomenbasis (linke Seite); 206, 212, 219, 225 — Abdomenende in Ventralsicht; 207, 213, 220 — Habitusbild in Ventralsicht; 208, 214, 221 — Labrum und Umgebung; 209, 216 — Metanotum, Abdomenbasis (linke Seite); 210, 218, 224 — Abdomenende in Dorsalsicht; 211, 217, 226 — in Lateral-sicht; 215, 223 — abdominales Spiraculum und Umgebung.

und es bleibt abzuwarten, ob die entsprechenden Merkmale auch bei den übrigen Arten auftreten.

Die drei übrigen Gattungen der Elachistidae, *Mendesia*, *Perittia* und *Stephensia*, unterscheiden sich hinsichtlich der Puppenmorphologie von den beiden bisher genannten Gattungen stärker, als der erwähnte Stammbaum vermuten läßt. Sie sind untereinander ähnlicher und offenbar näher verwandt als mit den beiden übrigen. Der Stammbaum sollte auf Grund der hier untersuchten Merkmale eher zwei Hauptzweige bilden. Daß außerdem die Gattungen *Mendesia* und *Perittia* einander näherstehen, kann ebenfalls anhand der Puppenmerkmale belegt werden. *Mendesia* (zumindest die einzige untersuchte Art dieser Gattung) weist außerdem manche Merkmale auf (wie das sichtbare Labium), die sonst niemals in der Familie Elachistidae auftreten, daneben andere, die sie mit der Gattung *Elachista* gemeinsam hat (wie sichtbare Enden der Hinterbeine und Hafthäkchengruppen am 9. Abdominalsegment). Die Art *cedronellae* von den Kanarischen Inseln sollte auf Grund der Puppen-

morphologie und auch wegen der Nahrungspflanze eher von der Gattung *Perittia* (in welcher sie z. B. bei Hering, 1957, geführt wird) in die Gattung *Stephensia* überführt werden.

Die Unterscheidung bzw. Determination der einzelnen Arten der Elachistidae mit Hilfe von Puppenmerkmalen ist oft einfacher als anhand der Imagines.

Dank

Der Autor dankt auch an dieser Stelle allen Fachkollegen herzlich, die durch Überlassung von Puppenmaterial seine Sammlung vervollständigt haben. Insbesondere sind dies Dr. J. Buszko (Tóruň), Dr. F. Gregor (Brno), O. Karsholt (Kopenhagen), Dr. J. Klimesch (Linz a. d. D.), A. Laštůvka (Prostějov), Dr. H. Steuer (Bad Blankenburg), I. Svensson (Kristianstad) und Dr. J. Vávra (Prag). Dr. D. Stüning (ZFMK, Bonn) dankt er für die kritische Durchsicht und die sprachliche Überarbeitung des Manuskriptes. Dem Museum für Naturkunde Berlin (Dr. W. Mey), der Zoologischen Staatssammlung München († Dr. W. Dierl) und dem Naturhistorischen Museum Wien (Dr. M. Lödl) gilt sein Dank für die Möglichkeit, das dort befindliche Puppenmaterial zu untersuchen, für finanzielle Hilfe der Alexander v. Humboldt-Stiftung, Bonn, der Hanskarl-Goettling-Stiftung, Freising, sowie dem Ministerium für Schulwesen und Wissenschaften der Slowakischen Republik (Grant VEGA 2-2029/97).

Zusammenfassung

Die Puppen der mitteleuropäischen Elachistidae (Lepidoptera, Gelechioidea: 5 Gattungen, 36 Arten) werden charakterisiert, beschrieben und abgebildet. Eine Bestimmungstabelle der Gattungen und der untersuchten Arten anhand der Puppenmerkmale und Angaben über die Bionomie und zum Lebensraum werden beigelegt. Das derzeitige System dieser Familie wird diskutiert.

Literatur

- Hering, E. M. (1957): Bestimmungstabelle der Blattminen von Europa I.—III. — W. Junk, The Hague: 1—1185.
- Huemer, R. P. & G. Tarmann (1993): Die Schmetterlinge Österreichs. Systematisches Verzeichnis mit Verbreitungsangaben für die einzelnen Bundesländer. — Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck: 1—224.
- Karsholt, O. & J. Razowski (eds.) (1996): The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. — Apollo Books, Stenstrup: 1—380.
- Leraut, P. (1980): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. — Alexanor & Bull. Soc. ent. France, (Suppl.): 1—334.
- Mosher, E. (1916): A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. — Bull. Ill. St. Lab. Nat. Hist. 12: 1—158.
- Minet, J. (1990): Réménagement partiel de la classification des Gelechioidea, essentiellement en fonction de caractères préimaginaux. — Alexanor 16: 239—255.
- Patočka, J. (1989): Über die Puppen der mitteleuropäischen *Agonopterix*-Arten (Lepidoptera, Oecophoridae). — Acta Ent. Bohemoslov. 87: 97—116.
- Patočka, J. (1992): Die Puppen der mitteleuropäischen Bärenspinner (Lepidoptera, Arctiidae). — Bonn. zool. Beitr. 43: 293—323.
- Patočka, J. (1995): Die Puppen der Spanner (Lepidoptera, Geometridae) Mitteleuropas. Unterfamilie Larentiinae, Tribus Hydriomenini, Rheumapterini, Euphyini, Operophterini und Perizomini. — Bonn. zool. Beitr. 45: 231—258.
- Schnack, K., ed. (1985): Catalogue of the Lepidoptera of Denmark. — Ent. Meddr. 52: 1—163.
- Traugott-Olsen, E. & E. Schmidt Nielsen (1977): The Elachistidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark. — in: Fauna Ent. Scand., Scandinavian Science Press LTD, Klampenborg: 1—299.

Jan Patočka, Institut für Waldökologie der SAW, Štúrova 2, 96053 Zvolen, Slowakei.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 313–328	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Polyploidy in bisexual Lepidoptera species (Insecta: Lepidoptera): old hypotheses and new data

V. Lukhtanov & J. Puplesiene

Abstract. A wide range of interspecific variation of the haploid chromosome number ranging from $n=28$ (*C. serratella*) to $n=57$ (*C. lutipennella* and *C. spinella*) is found in the genus *Coleophora*. All high chromosome number species ($n=57$, $n=52$ and $n=40$) examined at the stage of maximum chromosome condensation have bivalents of a similar size as species with low chromosome numbers ($n=28$ and $n=29$). The increase of the chromosome number, maintaining the original size of bivalents, is related to the extension of the area of metaphase plates and correspondingly to the areas of sex cells. The comparative analysis of chromosome numbers in the genus *Coleophora* and in related groups of Lepidoptera indicates that karyotypes with low chromosome numbers ($n=28$ and $n=29$) are plesiomorphic, whereas karyotypes with substantially higher chromosome numbers may reliably be considered to be of secondary origin. These new findings are contrary to the well-known observation that "the greater the chromosome number, the smaller the size of the chromosomes and vice versa, the smaller the number the larger the chromosomes" (Lorković 1990). Also, new data from *Coleophora* allow to reopen the discussion on the role of polyploidy and fragmentation in the evolution of Lepidoptera karyotypes. A hypothesis for the allopolyploid origin of high chromosome numbers in the genus *Coleophora* is presented.

Key word. Allopolyploidy, bisexual species, chromosome number, *Coleophora*, karyotype, Lepidoptera, polyploidy.

Introduction

Polyploidy is a frequent phenomenon within parthenogenetic animal species. It is particularly common amongst parthenogenetic moths. Due to the classical works of Seiler (1923, 1936, 1961, 1963) and Astaurov (1940, 1977), in the order Lepidoptera polyploidy is known from tetraploid parthenogenetic species and from tetraploid and triploid parthenogenetic laboratory races. The cytogenetic origin and the reproduction of parthenogenetic polyploid forms has been deciphered.

Within bisexual animals polyploidy does not occur very often and has so far not reliably been established in the order Lepidoptera. According to a currently accepted view, the appearance of high chromosome numbers in karyotypes of bisexual Lepidoptera is the result of fragmentation, but not of polyploidy (Suomalainen 1969; Robinson 1971; White 1973). This was confirmed by the circumstance that so far in the Lepidoptera high chromosome numbers are correlated with small chromosome size, while the species of low chromosome numbers possess large-sized chromosomes (de Lesse 1960; White 1973; Werner 1975; Suomalainen & Brown 1984; Lukhtanov 1991). Moreover, this correlation has even been formulated as a specific rule: "The greater the chromosome number, the smaller the size of the chromosomes, and vice versa, the smaller the number the larger the chromosomes" (Lorković 1990).

During the examination of *Coleophora* (Lepidoptera: Coleophoridae) karyotypes, the junior author discovered a phenomenon contradicting Lorkovičs rule: at the stage of the first metaphase of the meiosis (i.e. at the stage of maximum chromosome condensation) species with high chromosome numbers ($n = 57$, $n = 52$ and $n = 40$) on average possess bivalents of the same size as species with low chromosome numbers ($n = 28$ and $n = 29$) (Puplesiene 1993). Additional studies presented below have confirmed this regularity. The increase in bivalent numbers keeping their original sizes is followed by a striking enlargement of the metaphase plate area and, consequently, spermatocyte space. These facts do not coincide with the concept of simple fragmentations, which at first sight are likely to occur in Lepidoptera, because Lepidoptera chromosomes lack localised centromeres and the chromosome fragments possess kinetic activity (Suomalainen 1969; Murakami & Imai 1974; Maeki 1980a, 1980b; 1981). These results give reason to reconsider the role of polyploidy in the origin of high chromosome number karyotypes in the Lepidoptera.

Material and methods

For this work Larvae were collected in Lithuania, in the region of St. Petersburg (Russia), in Tadzhikistan and in Turkmenistan. Only males were used for the karyological analysis. Larvae were dissected in a drop of 1 % sodium citrate or physiological solution at 28x and 56x magnifications. In order to avoid damaging the testes membrane the latter were removed carefully using fine needles for micro preparation. Parts of the larval material was reared to imago for precise identification.

The testes were fixed in a freshly made mixture of acetic acid (1 part) and ethanol (3 parts). Samples were stored in this mixture for 1–4 months at $+4^{\circ}\text{C}$. They were then stained in 2 % acid orcein for 1–7 days. The stained testes were placed in a drop of 45 % acetic acid on a slide, macerated and squashed. The karyotypes were studied at the stage of metaphase I (MI) or metaphase II (MII) using a 100x immersion objective.

The size of the metaphase plates (MI and MII) has been measured on photographs. Only cells with native metaphase plate structures and undamaged cell membranes were used for measurements.

Results

In total, 9 *Coleophora* species have been examined.

1. *Coleophora serratella* (Linnaeus, 1761) (fig. 1)

Larvae were collected in Taurage, Lithuania, May 9th, 1990 from the host plant *Alnus incana*. Maturation divisions of sex cells were found at the end of the last larval instar prior to pupation. The haploid chromosome number $n = 28$ was counted in 13 metaphase plates (MI) from eight individuals. One large bivalent (approximately 1.6 times as large as the second in a descending size series) clearly stands out in the complement. This large bivalent is distinguished by a delayed termination of chiasmata. Therefore this bivalent is still ring-shaped in the prometaphase, while the other ones are already typically dumbbell-shaped. The remaining bivalents have sizes similar to other *Coleophora* species and show a smooth gradation of size diminution.



Figs 1—7: The first (MI) or second (MII) meiotic metaphase of spermatogenesis in *Coleophora* species: 1) *C. serratella* (Linnaeus, 1761), MI, $n = 28$; 2) *C. binderella* (Kollar, 1832), MI, $n = 29$; 3) *C. vitisella* Gregson, 1856, MII, $n = 29$; 4) *C. glitzella* Hofmann, 1869, MII, $n = 29$; 5) *C. follicularis* (Vallot, 1802), MI, $n = 40$; 6) *C. tadzhikiella* Danilevskiy, 1955, MI, $n = 52$; 7) *C. spinella* (Shrank, 1802), MI, $n = 57$. Bar represents 10 μm .

2. *Coleophora binderella* (Kollar, 1832) (fig. 2)

Larvae were collected in Taurage, Lithuania, May 9th, 1990 from *Alnus incana*. Maturation divisions of sex cells were found in the third and fourth larval instars. The haploid chromosome number $n = 29$ was established from 6 metaphase plates (MI) from three individuals. One large bivalent (approximately 1.5 times as large as the second in a descending size series) stands out in the complement. The other bivalents have similar sizes as in other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

3. *Coleophora vitisella* Gregson, 1856 (fig. 3)

Larvae were collected in the vicinity of St. Petersburg, Russia, in early June, 1992 from *Vaccinium vitis idae*. Maturation divisions of sex cells were found in larvae of middle and last instars. The haploid chromosome number $n = 29$ was counted in 9 metaphase plates (MII) from one individual. One chromosome was larger than the rest.

4. *Coleophora glitzella* Hofmann, 1869 (fig. 4)

Larvae were collected in the vicinity of St. Petersburg, Russia, in early June, 1992 from *Vaccinium vitis-idae*. The maturation divisions of sex cells were found in larvae of medial instars. The haploid chromosome number $n = 29$ was established in 6 metaphase plates (MII) from one individual. One distinctly large element clearly stands out in the complement.

5. *Coleophora sibiricella* Falkovitsh, 1972

Larvae were collected in the vicinity of St. Petersburg, Russia, in early June, 1992 from *Betula* sp. The maturation divisions of sex cells were found in larvae of medial instars. The haploid chromosome number $n = 29$ was found in 6 metaphase (MI) and prometaphase plates from five individuals. One large bivalent stands out in the complement. The remaining bivalents have similar sizes as other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

6. *Coleophora follicularis* (Vallot, 1802) (fig. 5)

Larvae were collected in the vicinity of Kara Kala, Turkmenistan, April 1st, 1990 from *Inula* sp. The maturation divisions of sex cells were found in the last instar larvae. The haploid chromosome number $n = 40$ was counted in 8 metaphase plates (MI) from two individuals. One distinctly large bivalent (approximately twice as large as the second in a descending size series) clearly stands out in the complement. The other bivalents have similar sizes as other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

7. *Coleophora tadzhikiella* Danilevskiy, 1955 (fig. 6)

Larvae were collected in the Varzob canyon, Tadzhikistan, June 23rd, 1991 from *Malus domestica* and *Malus sieversii*. The maturation divisions of sex cells were found at the end of the last larvae instar. The haploid chromosome number $n = 52$ was established in 7 metaphase plates (MI) from three individuals. Two large bivalents clearly stand out in the complement. One bivalent is approximately 1.4–1.5

times as large as the other one. The first bivalent is distinguished by delayed condensation of the homologous. In metaphase I this bivalent is oval, while the other ones are dumbbell-shaped. The second bivalent is approximately 1.5–1.8 times as large as the next in a descending size series. All remaining bivalents have similar sizes as other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

8. *Coleophora lutipennella* (Zeller, 1838)

Larvae were collected in the vicinity of Taurage, Lithuania, May 11th, 1990 from *Quercus robur*. The maturation divisions of sex cells were found in larvae of medial and late instars. The haploid chromosome number $n = 57$ was counted in 4 metaphase plates (MI) from three individuals. One large bivalent (approximately twice as large as the second in a descending size series) clearly stands out in the complement. The rest of the bivalents have similar sizes as other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

9. *Coleophora spinella* (Shrank, 1802) (fig. 7)

Larvae were collected in the vicinity of Taurage, Lithuania, May 26th, 1991 from *Malus domestica* and in Vilnius on May 22nd, 1992 from *Sorbus aucuparia*. The maturation divisions of sex cells were found at the end of the last larval instar. The haploid chromosome number $n = 57$ was found in 16 metaphase plates (MI) from five individuals. One large bivalent (approximately twice as large as the second in a descending size series) clearly stands out in the complement. The remaining bivalents have similar sizes as other *Coleophora* species and show a smooth graduation of size diminution.

In summary, $n = 28$ was determined in one, $n = 29$ in four, $n = 40$ in one, $n = 52$ in one and $n = 57$ in two species. The karyotypes of all species studied are characterised by the presence of one large bivalent, which is considerably larger (from 1.4 to 2 times, varying between species) than the next in a descending size series. At the stage of maximum chromosome condensation species with high chromosome numbers ($n = 57$, $n = 52$ and $n = 40$) possess bivalents of approximately equal size when compared to species with low chromosome numbers ($n = 28$ and $n = 29$). In high chromosome number species the area of metaphase plates (MI) significantly

Table 1: The chromosome numbers and the areas of metaphase plates of *Coleophora* species.

Species	Chromosome number	Number of plates with measured areas	Stage of measured metaphase plates	Mean area of measured metaphase plates (μm^2) standard error
<i>C. serratella</i>	$n = 28$	5	MI	130 + 2.4
<i>C. binderella</i>	$n = 29$	5	MI	90 + 2.9
<i>C. sibiricella</i>	$n = 29$	5	MI	111 + 6.3
<i>C. vitisella</i>	$n = 29$	5	MII	64 + 5.4
<i>C. follicularis</i>	$n = 40$	5	MI	322 + 1.4
<i>C. tadzhikiella</i>	$n = 52$	5	MI	259 + 6.3
<i>C. lutipennella</i>	$n = 57$	4	MI	294 + 26.7

exceeds this area in low chromosome number species (table 1, figs 1–2, 5–7). Correspondingly, spermatocytes of high chromosome number species are also of large size.

Discussion

Ancestral karyotype in the genus *Coleophora*

In order to determine the ancestral state of a karyotype, an analysis of the mechanisms and directions of its transformation is indispensable. Thus, if high chromosome number karyotypes are considered to be primitive when compared to low ones, then polyploidy as a cytological mechanism of karyotype evolution is out of question. In order to reconstruct the primitive state of any biological feature, the

Table 2: Chromosome numbers of moths in superfamilies of the gelechioid complex (Oecophoroidea, Coleophoroidea, Elachistoidea and Gelechioidea).

Superfamily, family, species	Haploid chromosome number	Reference
Superfam. Oecophoroidea		
Fam. Oecophoridae		
<i>Depressaria groteella</i> Rob.	29	Ennis 1976
<i>D. nervosa</i> Denn. et Schiff.	30	Regnart 1933
<i>Psilocorsis quercicella</i> Clem.	27	Ennis 1976
<i>Tonica niviferana</i> Walk.	30	Kaur 1988
Fam. Xyloryctidae		
<i>Metathrinca tsugensis</i> Kearfott	30	Kawazoe 1987a
Superfam. Coleophoroidea		
Fam. Coleophoridae — see table 1		
Superfam. Elachistoidea		
Fam. Elachistidae		
<i>Elachista monosemiella</i> Rössler	29	Lukhtanov & Puplesiene 1996 (as <i>Elachista cerusella</i> Hbn.)
<i>Elachista adscitella</i> Stt.	29	Puplesiene 1993 (as <i>Elachista revinctella</i> Z.)
<i>Perittia weberella</i> Whit.	30	Lukhtanov & Puplesiene 1996
Superfam. Gelechioidea		
Fam. Gelechiidae		
<i>Anacampsis disquei</i> Meess	29	Lukhtanov & Kuznetsova 1988
<i>A. innocuella</i> Zell.	29	Ennis 1976
<i>Phthorimaea operculella</i> Z.	29	Bedo 1984
<i>Eucordylea resinosae</i> Free	30	Ennis 1976
<i>Eucordylea</i> sp.	29	Ennis 1976
<i>Exoteleia dodecella</i> L.	12	Ennis 1976
<i>E. nepheos</i> Free	12	Ennis 1976
<i>E. pinifoliella</i> Cham.	11	Ennis 1976
<i>Pulicalvaria piceaella</i> Kft.	30	Ennis 1976
<i>Sitotroga cerealella</i> Olivier	30	Lukhtanov & Kuznetsova 1988
<i>Tachyptilia populella</i> Cl.	29	Beliajeff 1930

comparative morphological method, corroborated by data of palaeontology and by studies on the development of this feature, is widely used in embryogenesis. Since the latter two approaches cannot be applied in cytogenetic studies, the phylogenetic interpretation of karyotype transformations can only be based on comparative morphological studies. Despite this restriction and with reference to the experience of morphologists, we are convinced that this method of reconstructing ancestral karyotypes can be applied under the following conditions: 1) karyotypes of the largest possible number of species and forms, including the primitive representatives in the group under research, and 2) karyotypes of sister groups ought to be included in the analysis.

Consequently, we have also analysed some related taxa, including the large group of Microlepidoptera families usually called the "gelechioid complex". The taxonomy and phylogeny of the gelechioid complex has been worked out by Kuznetsov & Stekolnikov (1984) and essentially added to and changed by Sinev (1992) (fig. 8). Despite some differences in the interpretation of the size, shape and position of some superfamilies, the authors of both systems agree on the presence of two main evolutionary lineages, e.g. the gelechioid and the oecophoro-coleophoroid one. The data available (see table 2) clearly indicate that the evolution of the gelechioid karyotype was initiated from the number $n = 30$ (see also: Lukhtanov & Puplesiene 1996), which is the most common one within all families of the gelechioid (families Gelechiidae and Elachistidae) and oecophoro-coleophoroid (families Oecophoridae and Xyloryctidae) lineages studied so far, with the exception of the family Coleophoridae (fig. 8).

$n = 29$ occurs in different gelechioid families and, as a rule, is accompanied by the presence of one large chromosome (Lukhtanov & Puplesiene 1996). In the Gelechiidae and Elachistidae $n = 29$ is found to be as common as $n = 30$.

In the Coleophoridae, $n = 30$ has not been observed at all. *Coleophora* karyotypes are characterised by the high diversity of chromosome numbers ranging from $n = 28$ to $n = 57$. Nevertheless, a modal chromosome number of $n = 29$ is evident, with one very large bivalent in the complement. This observation and the fact that such karyotypes are most usual in the gelechioid lineage and also occur in the sister superfamily Oecophoroidea, suggest that in *Coleophora* it reflects the initial evolutionary situation. In this genus, the high- n karyotypes are evidently of secondary origin.

Are high- n karyotypes in the Coleophoridae the result of polyploidy or fragmentation?

The origin of high- n *Coleophora* karyotypes from the initial $n = 29$ may be due to either chromosome fragmentation or polyploidy. A hypothesis of the origin of high chromosome numbers in Lepidoptera via polyploidy was promoted by Lorković (1941, 1949), who found a number of butterfly karyotypes, where a sequence of multiples of a basic number could be deduced in closely related species. However, due to the disagreement of karyotype peculiarities in high- n species with the structure expected in polyploids, this concept was rejected by subsequent researchers (Suomalainen 1969; White 1973), including Lorković himself (Lorković 1990). If a high- n karyotype appears as a result of polyploidy the chromosomes in such a

complement should be of approximately equal size to those in species with the initial number. In fact, in all cases known so far in the Lepidoptera, the increase of the chromosome number if compared to the initial karyotype is followed by a reduction of chromosome size, whereas the decrease of chromosome numbers correlates to the enlargement of chromosome size (de Lesse 1960; White 1973; Werner 1975; Suomalainen & Brown 1984; Lukhtanov 1991). The chromosome volume of related species with low and high numbers is approximately identical. It is evident that this correlation conforms far better to the concept that chromosome numbers vary due to fragmentation and fusion rather than to polyploidy.

Two further arguments against the polyploidy concept can be found in the literature, although in our opinion they do not apply to this concept.

1) As a strong argument against polyploidy experiments on cytophotometric measurements of DNA content in the meiotic cells of moths of the genus *Cidaria* (Suomalainen 1965) have frequently been cited. According to the experimental evidence, the DNA content in species with low chromosome numbers ($n = 13$, $n = 17$) does not differ significantly from species with ordinary chromosome numbers ($n = 30$ and 32). However, species with $n = 30$ and 32 are not polyploid, because these or very close numbers are typical for *Cidaria* spp. [=species] (Geometridae) and also for the Lepidoptera as a whole. They represent the initial state of karyotype evolution in the groups mentioned above. In this case $n = 13$ and 17 are reliably of secondary origin, i.e. reduced numbers. Therefore, these experiments do not really refer to the problem of polyploidy.

2) The haploid complement of high- n species is nearly always characterised by the presence of one single large chromosome, but not of two large identical ones, as could be expected of the ploidic (White 1973). Beyond doubt the occurrence of two identical, very large chromosomes in the complement might be expected only as the result of autopolyploidy, but not of allopolyploidy. And just the allopolyploidy is the most probable origin of polyploidy in bisexual species (see Results).

Despite the remarks mentioned already, it may be considered in general that in all cases found hitherto the appearance of high chromosome numbers may be more easily explained by fragmentation processes.

An absolutely different picture is found in the genus *Coleophora*, where the origin of high- n value karyotypes corresponds better to the hypothesis of polyploidy than to the concept of fragmentation. At the stage of maximum DNA condensation, all high- n species ($n = 57$, $n = 52$ and $n = 40$) possess bivalents of on average equal size if compared to low- n species of the same genus ($n = 28$ and $n = 29$). The increase of the bivalent number, though keeping the original size of the genome, is followed by the enlargement of the metaphase plates area, consequently the area of spermatocytes. As follows from the experiments on DNA quantity in *Cidaria* species (Suomalainen 1965) and from observations on sex cell sizes in diploid and polyploid races of *Bombyx mori* (Astaurov 1977), both the chromosome and gametocyt sizes correspond to their DNA content in the Lepidoptera. Therefore, these facts suggest not only the duplication of the ancestral chromosome number ($n = 29$) in *C. spinella* and *C. lutipenella* ($n = 57$), but also the approximate duplication of the amount of DNA during this process. It is easy enough to imagine how, resulting from the polyploidy of the supposed initial stage for the genus, $n = 29$, the number is almost

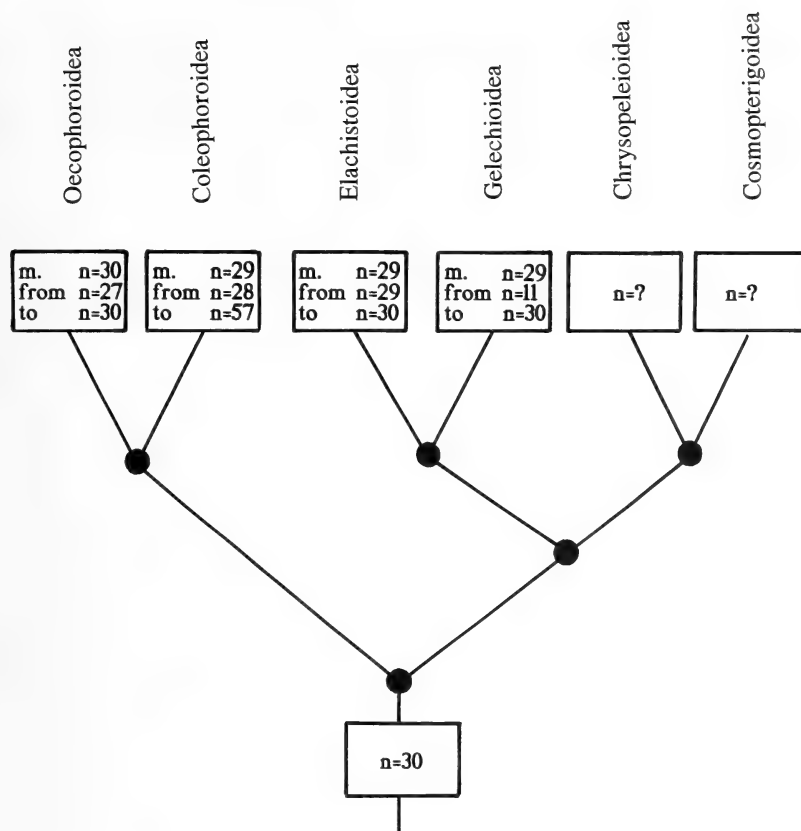


Fig. 8: Scheme of phylogenetic relations (after Sinev 1992) and chromosome number distribution in gelechioid moths. n —haploid number of chromosomes; m.n.—modal number of chromosomes; from $n \dots$ to $n \dots$ —range of interspecific variability of chromosome number.

exactly doubled ($2n-1=57$). Therefore, a decrease of bivalent sizes does not take place. The decrease in bivalent numbers if compared to the theoretical $2n = 58$ is easy to explain by the allopolyploid origin of high- n species (see Discussion: Hypothetical scheme).

The polyploidy hypothesis is also in agreement with the similarity of the karyotype structure in two high- n species: *C. spinella* and *C. lutipenella* ($n = 57$). In the complements of both species on large bivalent distinctively stands out at the stage of the first metaphase of spermatogenesis, approximately twice as large as the second one, the other bivalents forming a smoothly descending size series. These two species are not closely related. In the system of Căpușe (1973) they have even been referred to two different genera. Therefore, both karyotypes have probably evolved independently from low chromosome numbers, typical for *Coleophora*. The probability of independent evolution of two similar karyotypes resulting from coincidence of a great number of similar fragmentations is very low. This process is much better explained by assuming polyploidy.

The karyotype of *C. tadzhikiella* ($n = 52$) possibly arose by the autosome fusion in a hypothetical tetraploid ancestor. This process might lead to the appearance of the second large bivalent, not homologous to the first one. In a similar way, the high chromosome number karyotype of *C. folicularis* ($n = 40$) could arise as a result of polyploidy and further chromosome fusion.

Barriers against the evolution of polyploidy in bisexual species of Lepidoptera

1) General complications and constraints in the evolution of autopolyploidy
The disruption of the chromosome sex determination mechanism in the polyploid structure is often assumed to be one of the main factors restricting the occurrence of polyploidy in animals (Muller 1925; Robinson 1971). However, as revealed by Astaurov (1972), this is not essential, if the Y- or W-chromosome determines the characters of the heterogametic sex even under the chromosome constitutions XXXY (normal male) and ZZZW (normal female). Just this mechanism of sex determination is known in the Lepidoptera and thoroughly examined in the silkworm *Bombyx mori*, though it is not unique within this order (Tazima 1964).

Bisexuality itself creates serious barriers for the occurrence of tetraploid species. In diploid species, the spontaneous appearance of tetraploid individuals is an extremely rare phenomenon. The coincidence of its appearance in one population and the copulation of two tetraploid individuals of different sex necessary for the origin of a tetraploid line is highly unlikely. Theoretically, the occurrence of tetraploidy may be achieved by other means; e.g. as the result of the fusion of two diploid gametes. However, the formation of diploid gametes is also rare. Thus, during many years of investigations on the spermatogenesis in Lepidoptera, in the course of which millions of cells in dozens of species have been observed thoroughly, we only once succeeded in observing the presence of three diploid spermatids together with normal ones in a single bundle (fig. 9, Lukhtanov, unpublished). The probability that this individual will fertilise a female also containing diploid egg nuclei, and that the fusion of just these diploid gametes will occur, is even immeasurably lower.

In diploid females reproducing via ameiotic parthenogenesis or in tetraploid females reproducing through meiotic parthenogenesis, the formation of diploid gametes is a normal phenomenon. That is why the probability of the occurrence of autotetraploidy increases in the contact zone of parthenogenetic and bisexual lines of the same species.

However, the appearance of an autotetraploid individual is insufficient for the origin of a tetraploid line. It is at least necessary to repeat the combination of all processes described above once more in order to have a second tetraploid individual occurring in the population. Moreover, it must mate with the first one. All this seems to be an actually inconceivable case.

The main argument against the possible occurrence of bisexual autotetraploid races in Lepidoptera cannot be derived from the arguments described above, but from the discovery of autotetraploid male sterility contrary to the autotetraploid female fertility in *Bombyx mori* (Astaurov 1940, 1974). These differences between sexes are due to peculiarities of the gametogenesis characteristic of the Lepidoptera,

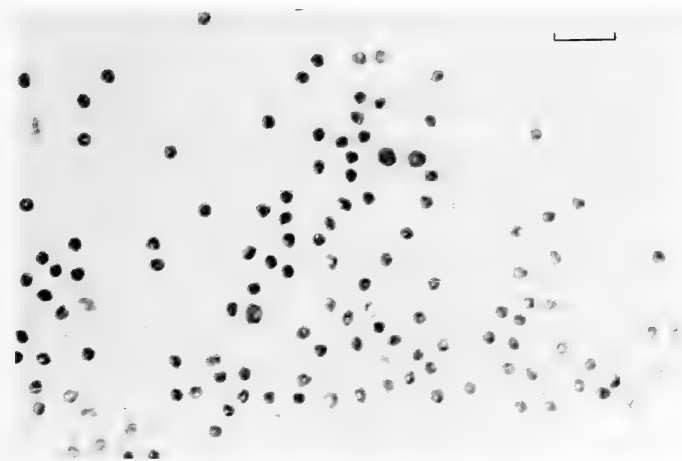


Fig. 9: Three diploid spermatids in a brundle together with normal haploid ones in male of *Zygaena fillipendulae* (Lepidoptera, Zygaenidae). Bar represents 10 μ m.

namely achiasmatic oogenesis and chiasmatic spermatogenesis. The absence of chiasmata in autotetraploid females leads to the formation of a normal number of common or doubled bivalents during meiosis and, as a consequence, to the regular disjunction of chromosomes. In autotetraploid males the polyvalent conjugation of homologues is complicated by the formation of chiasmata. It leads to the disturbance of chromosome disjunction in the course of the reduction division. This leads to the conclusion that tetraploid bisexual species could only become allopolyploid by the way of hybridisation of species whose homologous chromosomes lost the capacity to conjugate entirely or to a greater extent. Thus, polyploidy in bisexual Lepidoptera cannot be achieved without hybridisation.

2) Obstacles on the way to allopolyploidy in the Lepidoptera

Theoretically, an allotetraploid organism may occur due to the fusion of a diploid spermatozoid of one species with a diploid ovule of another species. However, all the obstacles and barriers existing on this way have already been described in the preceding paragraph. Moreover, as frequently described in the literature, interspecific hybridisation in Lepidoptera is of low frequency in nature.

A much more realistic way to obtain an allotetraploid line might be found in the hybridisation of triploid parthenogenetic females of one species with diploid males of another species. Triploid parthenogenetic races are not a rarity amongst polyploid animals (Astaurov 1977). Within triploid females the reduction division is absent in the meiosis, therefore these females can produce triploid gametes, the conjunction of which with the normal haploid spermatozooids may lead to the occurrence of tetraploid organisms. Though the evolution of allotetraploidy via this way demands the coincidence of a number of circumstances (the presence of a contact zone between triploid and a related diploid species and their interspecific hybridization), it is not unlikely and was discovered in a number of plants and animals (Astaurov

1974). Theoretically, in the Lepidoptera an additional difficulty occurs not found in other species with heterogametic females (Vasiliev 1985). In the case of female heterogamy (male ZZ; female ZW) the chromosome constitution of the triploid female and, correspondingly, of the triploid ovule will be either ZZW or ZWW. Due to the fusion of this ovule with a spermatozoid (always Z), only females will appear, with a chromosome constitution of ZZZW or ZZWW. (If the W-chromosome unambiguously determines the female sex, the appearance of males is impossible). But the experiments of Astaurov (1974) on *Bombyx mori* have shown that in triploids somatic polyploidy is not rare. It leads to the occurrence of mixoploids ($3n + 6n$) and as a consequence to hexaploid oocytes. Meiosis in $6n$ -oocytes includes both maturation divisions resulting in the possible appearance of egg nuclei (ZZZ) and correspondingly, after the fertilisation, tetraploid males (ZZZZ).

A hypothetical scheme for the evolution of the high- n karyotype in the genus *Coleophora*

The evolution of bisexual allotetraploid species in the Lepidoptera as well as in other animals (Astaurov 1972, 1977) must include the stages of parthenogenesis, inter-specific hybridisation and polyploidy. The reconstruction of the course of events which could result in allotetraploid species within the genus *Coleophora* is very difficult, since parthenogenesis is not known within this group at present. High- n karyotypes are extraordinarily stable in this genus. In our studies no case of intra-specific chromosome polymorphism has been found. During meiosis the chromosome conjugation is always regular, without the formation of any uni- and poly-valents or other disruptions which could be expected in interspecific hybrids. In our opinion, this implies that, if the studied species are tetraploids, they must have gone through an extended evolutionary process. Thus, attempts to find initial tetraploid forms among recent species via hybridisation are most likely to be unsuccessful.

It is interesting to note that in the high- n *Coleophora* species the initial number of $n = 29$ is not exactly duplicated ($2n = 58$) but that one bivalent is found less ($2n - 1 = 57$). The appearance of $n = 57$ might easily be explained by the hybridisation of species A ($n = 29$) with species B ($n = 28$). Hybrid karyotypes with $n = 57$, obtained as the result of this process, however, should have two large bivalents as low chromosome species of *Coleophora* already have one large bivalent. It is, of course, possible to imagine that one of the large bivalents could disappear due to structural rearrangements. However, we suggest another origin of the karyotype $n = 57$ as described below.

In the initial karyotype ($n = 29$) there is one large bivalent. A rather large number of examples in the Lepidoptera demonstrates that the large bivalent, if present, frequently is the sexual one (Suomalainen 1969; Kawazoe 1987a, 1987b, 1987c). In *C. lutipennella* and *C. spinella* only one very large bivalent is present. It might therefore be assumed that during the polyploidisation of the initial karyotypes all chromosomes except the sex ones were doubled. Such an assumption may be admitted for the Lepidoptera because in the silk-worm sex determination in the tetraploid form is possible by two mechanisms: ZW (female), ZZ (male) (one sex bivalent in a set of the tetraploid structure) and also ZZWW (female), ZZZZ (male)

(two sex bivalents in a set of the tetraploid structure) (Tazima 1964). The first mechanism is even more advantageous as it provides the normal (1:1) sex ratio. The loss of two sex chromosomes in the process of hybridisation and polyploidy is possible if the first initial species has the sex determination mechanism AAZ0female/AZZmale. The second initial species should then have the sex determination mechanism BBZWfemale/BBZZmale. Sex determination by the mechanisms ZWfemale/ZZmale or ZOfemale/ZZmale are commonly found in the order *Lepidoptera* (Traut et al. 1986). Within the gelechioid moths, of which the *Coleophoridae* form part, both variants may meet even within a single genus (Ennis 1976).

The aim of the scheme given below is not to reconstruct the evolutionary origin of polyploidy in *Coleophora*, but only to demonstrate its principal possibility. The scheme of the experimental production of an allotetraploid bisexual race in silkworms (Astaurov 1972) forms the basis of our assumption. The difficulties and limitations during the process of the evolution of bisexual polyploids in *Lepidoptera*, as discussed above, and the peculiarities of high-n karyotypes of the supposedly polyploid species of *C. lutipennella* and *C. spinella* and the peculiarities of an ancestral karyotype of *Coleophora*, reconstructed under (1), have been taken into account.

As a first step the initial bisexual species (28AAZA0female/28AAZAZA male, $n = 29$) should turn to ameiotic parthenogenesis. As a result a diploid parthenogenetic race 28AAZA0 female would arise. Somatic polyploidy will also initiate the appearance of mixoploid females (28AAZA0 + 56AAAAZAZA00), thus developing two types of gametes: unreduced (28AAZA0) and reduced ones (28AAZA0, 28AAZAZA and 28AA00).

As a second step triploid individuals should arise due to the fertilization of parthenogenetic females of species AA by the males of another bisexual diploid species 28BBZBZB (gametes 28BZB). These will possess the following chromosome constitutions: 28AAZA028BZB female, 28AAZAZA28BZB male, 28AA0028BZB female. The females can reproduce through ameiotic parthenogenesis while the males are sterile.

In a third step hexaploid oocytes 56AA000056BZBZB would occur within the triploid females 28AA0028BZB due to somatic polyploidy. In such oocytes the meiosis includes both maturation divisions resulting in the occurrence of the following types of gametes: 28AA28B000, 28AA28B00ZB and 28AA28B0ZBZB. Due to the fusion of different types of allotriploid female gametes with the male gametes of the species 28BBZBZB (gametes 28BZB), allotetraploid females and males will arise: 28AA28BB000ZB, $n = 57$ (female); 28AA28BB00ZBZB, $n = 57$ (male) and 28AA28BB0ZBZBZB, $n = 58$ (probably intersex). Individuals of the first variant have the sex determination mechanism ZB0 and are females while individuals of the second variant have the sex determination mechanism ZBZB and must be males.

Conclusions

Despite the probable assumption of polyploidy in *Coleophora*, at the present stage of investigation an alternative hypothesis cannot be ruled out completely. It would

assume that high-n karyotypes of Coleophoridae species arose as the result of fragmentation with a subsequent enlargement of chromosome size. Processes of chromosome size enlargement without a change of chromosome numbers have been described in the Lepidoptera (Werner 1975; Lukhtanov & Kuznetsova 1988). They can either be explained by polytenization of the chromosomes or by their duplication (Werner 1975). The latter explanation seems to be the most probable. Duplications may be required after fragmentations as well as for the rebuilding of the telomeric segments in places of chromosome breaks, providing the integrity and individuality of the chromosome (White 1973).

We would finally like to note that both hypotheses (polyploidy and fragmentation) remain speculative in the application to the present case. However, it appears to be important that for the first time a group of bisexual species has been found in the Lepidoptera, where the probability of high chromosome number formation due to polyploidy appears to be rather high. In order to substantiate the polyploidy hypothesis it will be necessary to measure the amount of DNA contained in the nuclei of species with $n = 57$ and $n = 52$ as well as in species with $n = 28$ and $n = 29$. More interesting results may be obtained by studying the C- and G-banding of *Coleophora* low-n and high-n species, by the electrophoretic analysis of the share of duplicated loci in potentially tetraploid species, and also by the karyological study of additional species closely related to *C. lutipennella* and *C. spinella*.

Acknowledgements

The authors are deeply indebted to Dr. M. I. Falkovitch (Zoological Institute, St. Petersburg, Russia) for the identification of the species and very valuable consultation, to Dr. S. J. Sinev for the permission to use his scheme of phylogenetic relationships in gelechioid moths (Sinev 1992) and to Dr. N. Abramson and Prof. Dr. C. M. Neumann for linguistic help. This work was supported by the Russian Foundation of Fundamental Research to V. L. (Grant 96-04-48270) and by the International Science Foundation to J. P. (Grants N LA0000 & LHX100).

Zusammenfassung

In der Gattung *Coleophora* sind die Chromosomen bei den Arten mit höheren Chromosomenzahlen (von $n = 52$ bis $n = 57$) genau so groß wie bei denen mit niedrigen Zahlen ($n = 28$ und $n = 29$). Die Vermehrung der Chromosomen bei gleichzeitigem Erhalt ihrer Größe führt zu starker Vergrößerung der Spermatocyten. Diese Angaben stehen im Widerspruch zu der Regel von Lorković (1990) „Je höher die Chromosomenzahl, desto geringer die Chromosomengröße.“ Sie unterstützen die Hypothese, die Polyploidie als Mechanismus der Chromosomenzahl-Evolution anzusehen.

Reference

- Astaurov, B. L. (1940): Artificial parthenogenesis in the silk-worm (*Bombyx mori* L.). — Academy of Science Press, Moscow-Leningrad, 1—240. (in Russian).
- Astaurov, B. L. (1972): Experimental model of the origin of bisexual polyploid species in animals. (The hypothesis of indirect origin of polyploid animals via parthenogenesis and hybridization). — Biol. Zbl. 91: 137—150.
- Astaurov, B. L. (1974): Artificial parthenogenesis, experimental polyploidy and the sex in bisexual animals. — In: Astaurov, B. L.: Heredity and development, 122—150. Nauka Press, Moscow (in Russian).
- Astaurov, B. L. (1977): Parthenogenesis, androgenesis and polyploidy. — Nauka Press, Moscow, 1—344. (in Russian).

- Bedo, D. G. (1984): Karyotypic and chromosome banding studies of the potato tuber moth, *Phthorimea operculella* (Zell.) (Lepidoptera, Gelechiidae). — *Can. J. Genet. Cytol.* 26: 141–145.
- Beliajeff, N. K. (1930): Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. — *Z. indukt. Abstamm. u. Vererb. Lehre* 54: 369–399.
- Capuse, I. (1973): Sur la taxonomie de la famille des Coleophoridae. — *Bucuresti*, 1–24.
- de Lesse, H. (1960): Spéciation et variation chromosomique chez les Lépidoptères Rhopalocères. — *Annls. Sci. nat. Zool. Biol. Anim.*, ser. 12, 2: 1–223.
- Ennis, T. E. (1976): Sex chromatin and chromosome numbers in Lepidoptera. — *Can. J. Genet. Cytol.* 18: 119–130.
- Kaur, T. (1988): Chromosome numbers in thirty-one species of Indian Lepidoptera. — *Genetica* 76: 191–193.
- Kawazoe, A. (1987a): The chromosome in the primitive or microlepidopterous moth-groups. I — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 63: 25–28.
- Kawazoe, A. (1987b): The chromosome in the primitive or microlepidopterous moth-groups. III — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 63: 193–196.
- Kawazoe, A. (1987c): The chromosome in the primitive or microlepidopterous moth-groups. IV — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 63: 257–260.
- Kuznetsov, V. I. & A. A. Stekolnikov (1984): Classification and phylogenetic relationships of the families and superfamilies of the Gelechioid moths (Lepidoptera, Papilionomorpha: Copromorpha, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) with regard to the functional morphology of the male genitalia. Systematics of Lepidopterous insects of the fauna of the USSR. — *Proc. Zool. Inst. USSR Acad. Sci.* 122: 3–68 (in Russian).
- Lorković, Z. (1941): Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenese der Tagfalter. — *Chromosoma* 2: 155–191.
- Lorković, Z. (1949): Chromosomenzahlen — Viervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall der fünffachen Zahl. — *Revue suisse Zool.* 56: 243–249.
- Lorković, Z. (1990): The butterfly chromosomes and their application in systematics and phylogeny — In: Kudrna, O. (ed.): *Butterflies of Europe*. Vol. 2, 332–396. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Lukhtanov, V. A. (1991): Evolution of the karyotype and system of higher taxa of the Pieridae (Lepidoptera) of the world fauna. — *Ent. Obozr.* 70: 619–641 (in Russian).
- Lukhtanov, V. A. & V. G. Kuznetsova (1988): Karyotype structure in higher Lepidoptera (Papilionomorpha). — *Ent. Obozr.* 67: 480–495 (in Russian).
- Lukhtanov, V. A. & J. Puplesiene (1996): Karyological peculiarities and main features of karyotype evolution in lepidopterans of the Nepticuloid, Tischerioid, Gelechioid and Tineoid complexes (Lepidoptera: Nepticuloidea, Tischerioidea, Gelechioidea s.l., Psychoidea-Gracillarioidea (Lepidoptera)). — *Ent. Obozr.* 75: 310–323 (in Russian).
- Maeki, K. (1980a): The kinetochore of the Lepidoptera. I. Chromosomal features and behaviour in mitotic and meiotic-I cells. — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 56: 152–156.
- Maeki, K. (1980b): The kinetochore of the Lepidoptera. II. Chromosomal features and behaviour in meiotic-II and in Co-60-treated cells. — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 56: 508–513.
- Maeki, K. (1981): The kinetochore of the Lepidoptera. III. Morphology and behaviour of fragment chromosomes and electron-microscopic illustration of microtubules (MTs) locating along chromosomes. — *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 57: 71–76.
- Muller, H. J. (1925): Why polyploidy is rarer in animals than in plants. — *Am. Nat.* 59: 346–353.
- Murakami, A. & H. T. Imai (1974): Cytological evidence for holocentric chromosomes of the silkworms *Bombyx mori* L. and *B. mandarina* M. (Bombycidae, Lepidoptera). — *Chromosoma* 47: 167–178.
- Puplesiene, J. V. (1993): A brief account of karyotypes of mining Lepidoptera. — *Ent. Obozr.* 72: 295–303 (in Russian).
- Regnart, H. C. (1933): Additions to our knowledge of chromosome numbers in the Lepidoptera. — *Proc. Univ. Durham Phil. Soc.* 9: 79–83.

- Robinson, R. (1971): *Lepidoptera genetics*. — Pergamon Press, 1—687.
- Seiler, J. (1923): Geschlechtsschrosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Biologische und zytologische Beobachtungen. — Z. induct. Abstamm. u. VererbLehre 31: 1—99.
- Seiler, J. (1936): Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. IV. Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexuellen F1-Puppen aus den *Solenobia triquetrella* Kreuzungen. — Z. induct. Abstamm. u. VererbLehre 72: 361—377.
- Seiler, J. (1961): Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). III. Die geographische Verbreitung der drei Rassen von *Solenobia triquetrella* F. R. (bisexual, diploid und tetraploid parthenogenetisch) in der Schweiz und in angrenzenden Ländern und die Beziehungen zur Eiszeit. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese. — Z. Vererbungslehre 92: 261—316.
- Seiler, J. (1963): Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). IV. Wie besamen begattete diploid und tetraploid parthenogenetische Weibchen von *S. triquetrella* ihre Eier? Schicksal der Richtungskörper im unbesamen und besamen Ei. Vergleich der Ergebnisse mit F1-Aufzuchten und Beziehungen zur Genese der Parthenogenese. — Z. Vererbungslehre 94: 29—66.
- Sinev, S. J. (1992): On the system and phylogeny of the Gelechioidea s.l. (Lepidoptera). — Ent. Obozr. 71: 143—159 (in Russian).
- Suomalainen, E. (1965): On the chromosomes of the geometrid moths genus *Cidaria*. — Chromosoma 16: 166—184.
- Suomalainen, E. (1969): Chromosome evolution in the Lepidoptera. — Chromosome today 2: 132—138.
- Suomalainen, E. & K. S. Brown (1984): Chromosome number variation within *Philaethria* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae, Heliconiini). — Chromosoma 90: 170—176.
- Tazima, Y. (1964): The genetics of the silkworm. — Logos Press Book, Academic Press, London, 1—253.
- Traut, W., A. Weith & G. Traut (1986): Structural mutants of the W chromosome in *Ephestia* (Insecta, Lepidoptera). — Genetica 70: 69—79.
- Vasiliev, V. P. (1985): The evolution karyology in fishes. — Nauka Press, Moscow, 1—300 (in Russian).
- Werner, L. (1975): Zur Evolution des Karyotyps bei den Lepidopteren. Die Chromosomenzahlen der Noctuiden. — Genetica 45: 377—395.
- White, M. J. D. (1973): Animal cytology and evolution. 3rd edition. — Cambridge University Press, London, 1—961.

Dr. V. Lukhtanov, Department of Entomology, University of St. Petersburg, Universitet. nab. 7/9, St. Petersburg 199034, Russia. — Dr. J. Puplesiene, Institute of Ecology, Vilnius 2600, Lithuania.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3—4	S. 329—352	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Zur Bockkäferfauna von Togo II. Lamiinae (Col., Cerambycidae)

Karl Adlbauer & Riccardo Mourglià

Abstract. 150 taxa of Cerambycidae (Lamiinae) are reported from Togo, of which 84 have been recorded for the first time.

Key words. Coleoptera, Cerambycidae, Togo.

Einleitung

Vor wenigen Jahren haben wir in einer ersten Mitteilung über 56 Arten von Bockkäfern aus Togo berichtet (Adlbauer & Mourglià 1995). In diesem zweiten Teil wird die UF Lamiinae behandelt, die generell in den wärmeren Ländern den Hauptteil der Cerambycidenfauna stellt. Das Verhältnis Lamiinae/ restliche Cerambycidae verlagert sich um so mehr zugunsten der Lamiinae, je näher sich der jeweilige Lebensraum am Äquator befindet.

Die Bestimmung der Arten erfolgte — wenn nicht anders vermerkt — durch die Autoren, in deren Sammlungen sich die gemeldeten Exemplare befinden.

Die nachgewiesenen Arten

Abkürzungen: KFA = K. u. F. Adlbauer leg., in coll. Adlbauer. RM = R. Mourglià leg., in coll. Mourglià. V = Verbreitung. W = nachgewiesene Wirtspflanzen.

Lamiinae

Lamiini (= Monochamini)

Bixadus sierricola (White, 1858)

Kloto/ Missahoe, 1990, 1 ♀ von einheimischem Sammler, coll. A; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♀ von Baum geklopft, KFA. — V: Von Senegal bis Äthiopien und Namibia (Teocchi & Mourglià 1986). W: *Coffea*, *Musanga*, *Tarenna*, *Olea*, *Vangueria*, *Dictyandra*, *Oxyanthus*, *Randia*, *Pavetta*, *Rytidynia*, *Gardenia*, *Canthium* und *Erythroxylon* (Breuning & Teocchi 1981, Teocchi & Mourglià 1986).

Metoxylamia variegatrix (Aurivillius, 1907)

Kloto, 850 m, 7. 10. 1990, 1 ♂; Missahoe, 800 m, 23. 10. 1990, 1 ♀, beide von dünnen Ästen mit trockenem Laub geklopft, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Kenya (Dillon & Dillon 1959, Endrödi 1975, Teocchi 1990a). W: *Teclea* (Teocchi 1990a).

Erste Meldung aus Togo.

Monochamus scabiosus Quedenfeldt, 1882

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 ♀; Kloto/ Missahoe, 800 m, 8. u. 25. 10. 1990, 2 ♂♂ 1 ♀; S Badou, 11. 10. 1990, 1 ♂, alle geklopft, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Angola, Ex-Zaire, Uganda (Breuning & Teocchi 1981). W: Breuning & Teocchi (1981) präsentieren eine Zusammenstellung der zahlreichen nachgewiesenen Brutgehölze.

Monochamus ruspator (Fabricius, 1781)

Kloto/Missahoe, 800 m, 10. 1988 u. 2.—25. 10. 1990, 9 ♀♀; Cascade de Kpimé, 4. u. 26. 10. 1990, 3 ♂♂ 2 ♀♀; Mt. Agou, 900 m, 9. u. 24. 10. 1990, 1 ♂♀; S Badou, 11. u. 20. 10. 1990, 1 ♂♀; N Blitta, 17. 10. 1990, 1 ♀; alle geklopft und bei Nacht auf Holz, KFA bzw. Bousquet leg., coll. RM. — V: Von Senegal bis Kenya und Tanzania (Duvivier 1892, Breuning 1943). W: Eine ausführliche Liste nachgewiesener Wirtsgehölze findet sich bei Teocchi (1990b).

Monochamus thomsoni Chevrolat, 1855

Kpalimé, 5. 1985, 1 ♂, Bousquet leg., coll. RM. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1952, Endrödi 1975, Breuning & Teocchi 1981, Teocchi 1990c). W: *Coffea* (Breuning & Teocchi 1981).

Mesosini

Coptops aedificator (Fabricius, 1792)

Lomé, Juli 1984, 1 ♂; Kpalimé, April 1986, 1 ♀, beide Werner leg., coll. A. Cascade de Kpimé, 3.—26. 10. 1990, 5 ♂♂ 6 ♀♀ geklopft und auf Holz; 6. 11. 1990—20. 8. 1991, 5 ♂♂ 2 ♀♀ aus *Ficus* gezüchtet; Mt. Agou, 900 m, 9. 10. 1990, 1 ♀ geklopft; Badou, 21. 10. 1990, 1 ♂ auf Holz; Kloto/Missahoe, 800 m, 25. 10. 1990, 1 ♂ geklopft, KFA. — V: Von Senegal bis Natal, Komoren, Madagaskar, Seychellen, Indien, Sri Lanka, Andamanen, Taiwan (Duffy 1957, Adlbauer 1993). W: Als Entwicklungssubstrate wurden mehr als 50 Baum- und Straucharten nachgewiesen, die für Afrika festgestellten listen Teocchi & Mourglia (1986) auf.

Tragocephalini

Pseudochariesthes nobilis (Jordan, 1894), P. Teocchi det.

Kpalimé, 3. 1986, 1 ♂, Werner leg., coll. RM. — V: Togo (von Teocchi 1988c als *Chariesthes nobilis* Jord. gemeldet), Kamerun, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1950, Baguena Corella 1952).

Isochariesthes undulativittata (Breuning, 1962)

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♂ RM. — V: Togo (Breuning 1962). Der Gattungsname *Isochariesthes* wurde von Teocchi 1993 für die meisten *Pseudochariesthes*-Arten eingeführt — 1995 verwenden Simonetta & Teocchi jedoch wieder den alten Namen *Pseudochariesthes*.

Graciella pulchella (Klug, 1835)

Cascade de Kpimé, 3.—26. 10. 1990; Kloto/Missahoe, 700–800 m, 7.—25. 10. 1990; Mt. Agou, 600–950 m, 9.—24. 10. 1990; S Badou, 11./12. 10. 1990, in Anzahl geklopft, KFA. — V: Senegal, Guinea, Liberia, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Uganda, Insel Principe (Lepesme 1950, Breuning & Teocchi 1981). W: Ein ausführliches Verzeichnis von Entwicklungspflanzen dieser polyphagen kleinen Art geben Breuning & Teocchi (1981).

Nyctopais mysticus Jordan, 1894 (Abb. 3)

Missahoe, 10. 1988, 1 ♂, Bousquet leg., coll. RM; Akloa S Badou, 11. 10. 1990, 1 ♀ in lockerem Wald, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Gabun, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1950).

Armatosterna castelnaudi Thomson, 1865

Danalo, Togo, 5. 6. 1984, 1 ♂ det A., in coll. Mus. Amsterdam. — V: Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Tanzania, Botswana, Natal (Breuning 1934, Lepesme & Breuning 1950).

Erste Meldung aus Togo.



Abb. 1 (oben): *Prosopocera fryi* Murray, ♀, 35 mm. — Abb. 2 (unten): *Prosopocera bipunctata* (Drury), ♀, 29 mm.

Poimenesperus ligatus Jordan, 1894

Missahoe, 10. 1988, 1♂, Bousquet leg., coll. RM. — V: Kamerun, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo (Lepesme & Breuning 1950, Baguena Corella 1952).

Erste Meldung aus Togo.

***Murosternum pulchellum* (Dalmann, 1817)**

Noepe, 4. 1986, 1♂, Werner leg., coll. RM. — V: Guinea, Sierra Leone, Liberia, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1950, Baguena Corella 1952, Lepesme 1952, Lepesme & Breuning 1956a, Mourgliä & Teocchi 1994).

***Tragocephala nobilis* (Fabricius, 1787)**

Sodo S Amlamé, 1. 9. 1982, 1♂, G. J. Steck leg., coll. Dan Heffern, det A. — V: Von Senegal bis Ex-Zaire und Angola (Lepesme & Breuning 1950); Angaben für Ost- oder sogar Südafrika erscheinen fragwürdig. W: *Theobroma*, *Cinnamomeum*, *Anonidium*, *Anthonotha*, *Ericoelum*, *Coffea*, *Abelmoschus*, *Albizia*, *Alchornea*, *Allophylus*, *Citrus*, *Cola*, *Dalbergia*, *Diospyros*, *Microglossa*, *Solanum*, *Acalypha*, *Achyranthes*, *Antiaris*, *Macaranga*, *Mareya*, *Pseudospondias*, *Sterculia*, *Trichilia*, *Cedrella*, *Toona*, *Aleurites* und *Hannoa* (Teocchi & Mourgliä 1986).

***Tragocephala castnia cacaoensis* Entwistle, 1963**

Kloto/Missahoe, 1990, 2♂♂ von einheimischen Sammlern, coll. A. — V: Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Äquatorialguinea, Kongo (Entwistle 1963).

***Tragocephala castnia theobromae* Entwistle, 1963 (Abb. 4)**

Akloa S Badou, 11. 10. 1990, 1♀ auf Ast von *Theobroma cacao*, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana (Entwistle 1963). W: Duffy (1980) meldet für die beiden letztgenannten Taxa *Albizia*, *Alchornea*, *Allophylus*, *Achyranthes*, *Acalypha*, *Antiaris*, *Cola*, *Citrus*, *Diospyros*, *Dalbergia*, *Eriocoelum*, *Hibiscus*, *Macaranga*, *Mareya*, *Microglossa*, *Pseudospondias*, *Solanum*, *Sterculia*, *Theobroma* und *Trichilia* als Brutsubstrate.

Erste Meldung aus Togo.

***Phosphorus virescens* (Olivier, 1795)**

Kloto/Missahoe, 1990, 2♀♀ von einheimischen Sammlern, coll. A.; beide Exemplare gehören zur f. *nimbatus* Lesne, 1914. — V: Guinea, Sierra Leone, Liberia, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Lepesme & Breuning 1950). W: *Cola*, *Coffea*, *Theobroma*, *Sterculia* (Duffy 1957, Wagner et al 1991).

Sternotomini

***Zographus regalis* (Brown, 1776)**

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1♀ auf Busch; Mt. Agou, 950 m, 24. 10. 1990, 1♀ in Unterwuchs, KFA. — V: Senegal, Guinea, Sierra Leone, Liberia, Côte d'Ivoire, Benin, Niger, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Lepesme & Breuning 1956b, Teocchi & Mourgliä 1986). Die Angaben für Zimbabwe und die Kapprovinz von Lepesme & Breuning dürften auf Fehlbestimmungen zurückzuführen sein. W: Die zahlreichen nachgewiesenen Wirtspflanzen wurden von Teocchi & Mourgliä (1986) aufgelistet.

Erste Meldung aus Togo.

***Freadelpha eremita* (Westwood, 1845)**

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1♂, RM. — V: Senegal, Niger, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Togo, Benin, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Breuning 1935, Lepesme & Breuning 1956b, Mourgliä & Teocchi 1994). W: *Coffea*, *Manilkara* (Mourgliä & Teocchi 1994).

***Sternotomis pulchra* (Drury, 1773)**

Cascade de Kpimé, 3.—26. 10. 1990, in großer Zahl auf totem Holz und in der Vegetation; Kloto/Missahoe, 750–850 m, 7.—25. 10. 1990, 1♂ 2♀♀ auf Baum und gefällttem Stamm;



Abb. 3 (links): *Nyctopais mysticus* Jordan, ♀, 18 mm. — Abb. 4 (Mitte): *Tragocephala castnia theobromae* Entwistle, ♀, 20,5 mm. — Abb. 5 (rechts): *Olenecamptus triplagiatus* Jordan, ♂, 20 mm.

S Badou, 12. 10. 1990, 1 ♀ auf *Theobroma cacao*, KFA, alle gehören der Form *ornata* (Olivier, 1775) an. — V: Von Senegal bis Uganda und Angola (Duffy 1957, Teocchi & Mourglia 1986). W: Diese ausgeprägt polyphage Art wurde in zahlreichen Holzarten nachgewiesen (Teocchi & Mourglia 1986).

***Sternotomis chrysopras* (Voet, 1778)**

Kpalimé, 4. 1984, 1 ♂, Werner leg., coll. A; Klotto/ Missahoe, 600 m, 12. 1985, 1 ♂ ♀, Bousquet leg., coll. RM; Plateau de Danyi, 5. 1986, 1 ♀, coll. A. — V: Senegal, Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Ex-Zaire, Angola (Lepesme 1952, Lepesme & Breuning 1956b). W: *Bosqueia*, *Ficus*, *Coffea*, *Artocarpus*, *Theobroma*, *Phialodiscus* (Duffy 1957).

***Sternotomis virescens* (Westwood, 1845)**

Klotto/ Missahoe, 1990, 1 ♂ von einheimischem Sammler, coll. A. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Kamerun, Gabun, Ex-Zaire, Angola (Lepesme & Breuning 1956b). W: *Ficus*, *Manihot*, *Coffea* (Duffy 1957).

Prosopocerini

***Prosopocera fryi* Murray, 1871 (Abb. 1)**

Klotto, 850 m, 25. 10. 1990, 1 ♀ geklopft, KFA. — V: Ghana (oder Guinea), Nigeria, Rep. Zentralafrika, Kongo, Ex-Zaire (Jordan 1894, Breuning & Teocchi 1975a).

Erste Meldung aus Togo.

***Prosopocera antennata* ssp. typ. Gahan, 1890**

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♂ ♀, RM. — V: Senegal, Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Tschad, Kenya, Tanzania, Zambia, Namibia, Südafrika (Lepesme 1952, Teocchi 1990d). W: *Tapinanthus* (Duffy 1980).

Prosopocera bipunctata ssp. typ. (Drury, 1773) (Abb. 2)

Cascade de Kpimé, 4.—26. 10. 1990, 1♂ 3♀♀ geklopft und bei Nacht von Ästen abgeleuchtet; Missahoe, 750 m, 23. 10. 1990, 2♀♀ von Waldrand auf Gebüsch, KFA. — V: Senegal, Guinea-Bissau, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Äquatorialguinea, Kongo (Brivio 1958, Breuning & Teocchi 1975a, Teocchi 1986). W: *Baphia*, *Berlinia*, *Macrolobium*, *Tarrietia*, *Pterocarpus* (Duffy 1957, 1980).

Prosopocera signatifrons Duvivier, 1891

S Badou, 20. 10. 1990, 1♂ Lichtanflug, KFA. — V: Ghana, Togo, Rep. Zentralafrika, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Lepesme 1953b, Breuning & Teocchi 1974b). W: *Uvariastrum*, *Combretum*, *Angelia*, *Byrsocarpus*, *Cnestis*, *Connarus*, *Jaundea*, *Allanblanckia*, *Morinda*, *Chrysophyllum* (Breuning & Teocchi 1974b).

Prosopocera lactator ssp. typ. (Fabricius, 1801)

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1♂, RM. — V: Von Senegal bis Botswana (Adlbauer 1997). W: *Hymenocardia*, *Cassia*, *Gelonium* (Breuning & Teocchi 1974b).

Erste Meldung aus Togo.

Dorcaschematini

Olenecamptus albidus Jordan, 1894

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 5♂♂ 6♀♀, RM, 1♀ coll. A. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Togo, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Tanzania, Mocambique, Zimbabwe, Südafrika (Breuning 1940, 1955a, 1968, Dillon & Dillon 1948, Veiga Ferreira 1966, Teocchi 1990c).

Olenecamptus triplagiatus Jordan, 1894 (Abb. 5)

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 3♂♂, RM, 1♂ coll. A; Kpalimé, 4.1986, 2♂♂, Werner leg., coll. RM. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Ex-Zaire (Breuning 1940, Dillon & Dillon 1948, Lepesme 1953a). W: *Bosqueia*, *Cleidion* (Duffy 1980).

Oculariini

Ocularia protati Lepesme & Breuning, 1955, P. Teocchi rev.

S Badou, 11.—20. 10. 1990, mehrfach von dürrer Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire (Lepesme & Breuning 1955).

Erste Meldung aus Togo.

Ocularia cineracea Jordan, 1894, P. Teocchi rev.

S Badou, 21. 10. 1990, in Anzahl an dürrer Ästen, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Lepesme 1953a, Mayné & Donis 1962, Duffy 1980, Breuning & Teocchi 1981). W: *Albizzia*, *Anonidium*, *Aubrevillea*, *Bosqueia*, *Celtis*, *Lannea*, *Terminalia*, *Theobroma*, auch auf *Sterculia* (Duffy 1980, Breuning & Teocchi 1981).

Erste Meldung aus Togo.

Ocularia subcineracea Breuning, 1968

Mt. Agou, 800 m, 9. 10. 1990, 3 Ex.; S Badou, 12.—21. 10. 1990, in Anzahl, alle von dürrer Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana (Breuning 1968, Endrödi 1975).

Erste Meldung aus Togo.

Ancyronotini

Ancyronotus tribulus (Fabricius, 1775)

S Badou, 500 m, 21. 10. 1990, 3♂♂ 2♀♀ an totem Holz; E Badou, 700 m, 22. 10. 1990, in Anzahl an umgestürzter *Ceiba pendandra*, KFA. — V: Von Senegal bis Tanzania und Südafrika (Lepesme & Breuning 1952, Duffy 1957, Veiga Ferreira 1966). W: Ausführliche Angaben

zu dieser weit verbreiteten und polyphagen Art teilen Duffy (1980) und Breuning & Teocchi (1981) mit.

***Lasiopezus variegator* (Fabricius, 1781)**

S Amlamé, 10. 10. 1990, 1 ♀ aus gestürztem Baum geschnitten, KFA. — V: Senegal, Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Niger, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Breuning & Teocchi 1981). W: *Coffea*, *Entandrophragma*, *Klainedoxa*, *Celtis*, *Cola*, *Lannea*, *Cardia* (Duffy 1980, Breuning & Teocchi 1981).

***Lasiopezus nigromaculatus* Quedenfeldt, 1882**

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 ♂ ♀, RM. — V: Inklusive der ssp. *ambiguus* Kolbe: Senegal, Togo, Kamerun, Kongo, Ex-Zaire, Angola, Äthiopien, Somalia, Kenya, Tanzania, Mocambique, Zimbabwe, Botswana, Südafrika (Breuning 1938, Duffy 1957, Adlbauer 1997). W: *Coffea*, *Fagara*, *Microcos*, *Nauclea*, *Vangueria* (Teocchi 1985).

***Idactus verdieri* Lepesme & Breuning, 1956**

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4 ♂ ♀, RM. — V: Senegal, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Teocchi 1993b). W: *Albizia*, *Angylocalix*, *Celtis*, *Lovoa* (Teocchi 1993).

Erste Meldung aus Togo.

***Oeax lichenea* Duvivier, 1891**

S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♂ von *Theobroma* geklopft; Cascade de Kpimé, 22. u. 26. 10. 1990, in Anzahl auf *Ficus*-Ästen, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Uganda (Kolbe 1893, Breuning 1938, 1955a, Lepesme 1953a, Duffy 1957). W: *Bosqueia*, *Lannea*, *Afromosia*, *Chrysophyllum*, *Antiaris*, *Celtis*, *Ficus*, *Lovoa*, *Pseudospondias* (Duffy 1980).

***Oeax collaris* Jordan, 1903**

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 ♀ geklopft; 22. u. 26. 10. 1990, in großer Zahl auf dünnen, abgestorbenen *Ficus*-Ästen, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire, Uganda, Tanzania, Zimbabwe (Lepesme 1953a, Thompson 1963, Breuning & Teocchi 1981, Adlbauer 1995). W: *Ficus* (Breuning & Teocchi 1981).

***Paroeax nasicornis* (Pascoe, 1871)**

S Badou, 12. 10. 1990, 1 ♀ von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Breuning 1938, Baguena Corella 1952, Teocchi 1986, 1997).

Erste Meldung aus Togo.

Acmoderini

***Acmodera conjux* Thomson, 1859**

S Badou, 21. 10. 1990, 1 ♂ ♀; Cascade de Kpimé, 26. 10. 1990, 2 ♂ ♂, alle auf umgestürzten Baumstämmen, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola, Uganda, Tanzania (Breuning 1955a, Breuning & Teocchi 1979). W: Eine lange Liste nachgewiesener Brutsubstrate bringen Breuning & Teocchi (1979) und Duffy (1980).

Erste Meldung aus Togo.

Crossotini

***Frea (Frea) curta* (Chevrolat, 1858)**

Missahoe, 800 m, 8. 10. 1990, 1 ♂; S Badou, 11. 10. 1990, 2 ♂ ♂; Mt. Agou, 850 m, 27. 10. 1990, 1 ♀, alle von trockenen Ästen geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire,

Ghana, Benin, Nigeria, Kamerun (Breuning 1942, 1953a). W: *Theobroma* (Duffy 1980).
Erste Meldung aus Togo.

Frea (Crossotofrea) virgata (Quedenfeldt, 1882)

Cascade de Kpimé, 17. 3.–11. 8. 1991, 5♂♂ 6♀♀ aus *Ficus* gezüchtet, KFA. — V: Guinea-Bissau, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola, Uganda (Brivio 1958, Breuning & Teocchi 1981, Mourglia & Teocchi 1994). W: *Bosqueia*, *Celtis*, *Drypetes*, *Adenia*, *Belonophora*, *Combretum*, *Dalbergia*, *Hippocratea*, *Leptoderris*, *Manniophyton* (Duffy 1980, Breuning & Teocchi 1981).

Dichostates cf. *occidentalis* Breuning, 1954, P. Teocchi det.

Mt. Agou, 850 m, 24. 10. 1990, 1♂ geklopft, KFA. — Von Teocchi mit einem ? bestimmt, die Tiere haben keine „fascicules de poils noirs“, von denen sie laut Beschreibung pro Elytre 3 haben sollten. V: Togo, Benin (Breuning 1954).

Corus collaris (Chevrolat, 1856)

Cascade de Kpimé, 3.–26. 10. 1990, mehrfach; Kloto/Missahoe, 800 m, 7.–25. 10. 1990, mehrfach; Mt. Agou, 850 m, 9. 10. 1990, 1♀; S Amlamé, 10. 10. 1990, 1♂; S Badou, 21. 10. 1990, mehrfach, alle von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Von Guinea bis Angola bzw. Tanzania und Zambia (Lepesme 1953a, Breuning 1955a). W: *Acacia*, *Celtis*, *Pinus*, *Terminalia*, *Ricinus*, *Entandrophragma* (Duffy 1980).

Corus pseudocostiger (Breuning, 1936)

E Atakpamé, 16. 10. 1990, mehrfach geklopft; Atakpamé, 19. 10. 1990, 1♂ Lichtanflug, KFA. — Die Art wurde von P. Teocchi als *Corus costiger* Quedenfeldt, 1883 bestimmt, wir halten es für denkbar, daß beide Taxa synonym sind. V: *C. pseudocostiger*: Guinea Bissau, Benin, „Äquatorialafrika“, Sudan, Tanzania (Breuning 1942); *C. costiger*: Côte d'Ivoire, Angola, Ex-Zaire, Malawi, Zimbabwe (Breuning 1942, Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Hecyofrea conradti Breuning, 1961

Missahoe, 850 m, 23. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Togo (Breuning 1961a).

Hecyra obscurator Fabricius, 1801

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1♂ geklopft, KFA. — V: Senegal, Guinea-Bissau, Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire, Angola, Mocambique, Südafrika (Brivio 1958, Breuning & Teocchi 1974c, Adlbauer 1993, Mourglia & Teocchi 1994). W: *Manihot*, *Albizia*, *Hymenocardia*, *Panicum*, *Carapa* (Breuning & Teocchi 1974c).

Erste Meldung aus Togo.

Ceroplesini

Ceroplesis aestuans guineensis Hintz, 1920

Sokodé, 400 m, 6. 1988, 1♀, Krell leg. coll. A. — V: Ghana, Togo, Benin, Kamerun, Ex-Zaire, Uganda, Äthiopien (Breuning 1937).

Ceroplesis molator (Fabricius, 1787)

Kpalimé, Tokpli, 10. 1989, 1♀, Bousquet leg., coll. RM; Kloto, 850 m, 2. 10. 1990, 1♀ bei Nacht auf Gebüsch; Missahoe, 750 m, 8. 10. 1990, 2♂♂ von dünnen Ästen geklopft; S Badou, 11. 10. 1990, 1♂ geklopft, KFA. — V: Senegal, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun (Teocchi & Mourglia 1986). W: *Coffea* (Duffy 1957).

Ceroplesia buettneri (Kolbe, 1893)

Cascade de Kpimé, 22. 10. 1990, 1♂ Lichtanflug; Missahoe, 700 m, 25. 10. 1990, 1♀ von dürrem Ast geklopft, KFA. — V: Senegal, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Benin (Adlbauer 1993). Die Angabe von Veiga Ferreira 1966 für Kamerun ist nicht nachvollziehbar und dürfte auf eine Verwechslung zurückzuführen sein. W: *Coffea*, *Blasephida*, *Celtis*, *Nesogordonia* (Adlbauer 1993).

Analeptes trifasciatus (Fabricius, 1775)

Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1♂ am Nachmittag bei regnerischem Wetter an Strauch angefliegen, KFA. — V: Von Senegal bis Äthiopien und Kenya (Boulard & Teocchi 1971, Adlbauer 1993). W: Ausführliche Darstellungen der Biologie geben Boulard & Teocchi (1971), Duffy (1980) und Wagner et al (1991).

Phrynetini

Paromelix pattersoni Aurivillius, 1914

Missahoe, 8. 1988, 1♂, Bousquet leg., coll. RM.; Mt. Agou, 950 m, 24. 10. 1990, 1♂ auf *Albizia*, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Phryneta leprosa (Fabricius, 1775)

Kloto/Missahoe, 850 m, 7. 10. 1990, 1♂ geklopft, KFA. — V: Von Sierra Leone bis Angola und Tanzania (Lepesme 1953a, Breuning 1959). W: Eine große Zahl von Wirtspflanzen wurde bei dieser Art bekannt, die von Duffy (1957, 1980) und Wagner et al. (1991) angeführt werden.

Phryneta aurocincta (Guerin, 1832)

Kloto/Missahoe, 1990, 1♀ bei einheimischem Sammler gesehen, KFA. — V: Senegal, Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Burkina Faso, Ghana, Togo, Benin, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Uganda, Tanzania (Jordan 1894, Lepesme 1952, Mourglia & Teocchi 1990). W: *Ficus* (Mourglia & Teocchi 1990).

Phryneta spinator (Fabricius, 1792)

Cascade de Kpimé, 4. u. 13. 10. 1990, 2♂♀ geklopft, KFA. — V: Von Senegal bis Kenya und Südafrika (Adlbauer 1993). W: *Castilloa*, *Ficus*, *Cupressus*, *Malus*, *Prunus*, *Pyrus*, *Melia*, *Vitis*, *Funtumia*, *Artocarpus*, *Salix*, *Coffea*, *Bauhinia* (Duffy 1980, Mourglia & Teocchi 1990).

Phryneta silacea Aurivillius, 1907 (Abb. 6)

Kpalimé, Mai 1990, 1♀ ex coll. R. Mourglia, coll. A. — V: Togo (Lepesme 1952).

Phryneta coeca Chevrolat, 1857

S Badou, 11. 10. 1990, 1♂; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 2♂♂, alle geklopft, KFA. — V: Von Guinea bis Angola bzw. Tanzania und Mocambique (Lepesme 1953a, Duffy 1957). W: *Ficus*, *Funtumia*, *Alstonia*, *Manihot*, *Chlorophora*, *Guarea*, *Scorodophloeus*, *Treulia*, *Zizyphus* (Duffy 1957, 1980).

Phryneta hecphora Thomson, 1857 (Abb. 7)

S Badou, 20. 10. 1990, 1♀ Lichtanflug, KFA. — V: Guinea, Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Angola, Ex-Zaire, Uganda, Rwanda, Tanzania, Mocambique (Breuning 1955b, Breuning & Teocchi 1981). W: *Chlorophora*, *Ficus*, *Theobroma*, *Vernonia* (Duffy 1980, Breuning & Teocchi 1991).

Homelix cribratipennis Thomson, 1858

S Badou, 11. 10. 1990, 1♀; E Atakpamé, 16. 10. 1990, 1♂, beide geklopft, KFA. — V: Von der Côte d'Ivoire bis Angola bzw. Tanzania und Zimbabwe (Lepesme 1953a).

Petrognathini

Tragon signaticornis (Chevrolat, 1855)

Kloto, 800 m, 7. 10. 1990, 1♂ auf Gebüsch; S Badou, 11./12. 10. 1990, 2♂♂ geklopft, KFA.
— V: Von Senegal bis Ex-Zaire (Lepesme 1953a, Teocchi 1984).

Microcymaturini

Microcymatura antennalis Breuning, 1950

S Badou, 12.—21. 10. 1990, in Anzahl von dünnen, durren Ästen geklopft (*Theobroma*, etc.), KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Ex-Zaire (Lepesme 1953a, Endrödi 1975, Teocchi 1988b). W: *Anonidium* (Teocchi 1988b).

Erste Meldung aus Togo.

Proctocerini

Proctocera senegalensis (Thomson, 1857)

Kpalimé, 5. 1990, 1♂♀, Bousquet leg., coll. RM; Akloa S Badou, 11. 10. 1990, 1 Ex. auf *Coffea*, KFA. — V: Von Senegal bis Ex-Zaire und Angola (Lepesme 1953a, 1953b). W: *Theobroma* (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Proctocera quadriguttata Aurivillius, 1914

W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 Ex. in dichtem Bestand geklopft, KFA. Fazao, Mai 1989, 2 Ex.; Kpalimé, Mai 1990, 1 Ex.; Mt. Agou, Mai 1990, 1 Ex., alle Giannatelli leg., coll. A. (ex coll. R. Viossat). — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Togo, Benin, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Uganda, Rwanda (Lepesme 1952, Breuning 1955b, Duffy 1980, Mourglia & Teocchi 1994). W: *Theobroma* (Duffy 1980).

Apomecynini

Eunidia fuscostictica ssp. typ. Breuning, 1939, P. Teocchi rev.

Kloto, 850 m, 3. u. 7. 10. 1990, 5 Ex. von *Citrus*-Ästen geklopft; Atakpamé, 19. 10. 1990, 1♀ Lichtanflug, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Benin, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Uganda, Kenya (Endrödi 1975, Breuning & Teocchi 1974a, 1978, Teocchi 1988a). W: *Citrus*, *Myrianthus*, *Allanblackia*, *Manilkara*, *Teclea*, *Albizzia*, *Tabernaemontana*, *Trichilia*, *Zanha*, *Conopharyngia* (Breuning & Teocchi 1974a, Duffy 1980, Teocchi 1988a).

Erste Meldung aus Togo.

Eunidia similis Breuning, 1942

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 6♂♀, RM, 1♂♀ coll. A. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika (Teocchi 1991).

Erste Meldung aus Togo.

Eremon mycerinoides Thomson, 1864

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1♀, RM. — V: Kamerun, Gabun, Ex-Zaire (Breuning 1960).

Erste Meldung aus Togo.

Hyagnis gabonicus Breuning, 1939

W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1♂♀; Kloto/Missahoe, 800 m, 23. 10. 1990, 1♂; Cascade de Kpimé, 26. 10. 1990, 1♂, alle geklopft, KFA. — V: Guinea, Ghana, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Kenya (Lepesme & Breuning 1952, Breuning 1960, Endrödi 1975, Teocchi 1992).

Erste Meldung aus Togo.



Abb. 6 (links): *Phryneta silacea* Aurivillius, ♀, 22 mm. — Abb. 7 (Mitte): *Phryneta hecphora* Thomson, ♀, 25 mm. — Abb. 8 (rechts): *Baraeus tridentatus* (Fabricius), ♂, 23 mm.
(Fotos: K. Adlbauer).

***Apomecyna scalaris* Serville, 1835**

Atakpamé, 18./19. 10. 1990, in Anzahl Lichtanflug, KFA. — V: Von Senegal bis Rep. Zentralafrika (Breuning & Teocchi 1981).

Erste Meldung aus Togo.

***Apomecyna parumpunctata* Chevrolat, 1856**

Missahoe, 700 m, 25. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Nigeria, Kamerun, Kongo, Angola, Ex-Zaire, Uganda, Rwanda (Lepesme & Breuning 1952, Breuning 1955b, 1960, Duffy 1957, Breuning & Villiers 1962). W: *Coffea*, *Dioscorea*, *Albizia* (Duffy 1957, 1980).

Erste Meldung aus Togo.

***Apomecyna longipennis* (Thomson, 1858)**

S Badou, 11./12. 10. 1990, mehrfach; N Blitta, 17. 10. 1990, 1 ♀, alle geklopft, KFA. Alle Exemplare gehören der Form *pauliani* Lepesme & Breuning, 1951 an. — V: Von Guinea bis Angola bzw. bis Sudan und Rwanda (Lepesme 1953a, 1953b, Breuning 1955b, 1960).

Erste Meldung aus Togo.

***Apomecyna triseriata* Aurivillius, 1907**

Mt. Agou, 800 m, 9. 10. 1990, 1 ♂; S Badou, 11. 10. 1990, 1 ♀, beide geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun (Breuning 1960, 1968).

Erste Meldung aus Togo.

***Apomecyna binubila* Pascoe, 1858**

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 6 ♂♀, RM; Atakpamé, 15. 10. 1990, 1 ♂ Lichtanflug, KFA. — V: Von Senegal bis Somalia und Südafrika (Breuning & Teocchi 1981). W: Entwicklung in Cucurbitaceen, wie *Cucurbita*, *Cucumis* und *Colocynthis* (Teocchi & Mourglia 1986).

Apomecyna nigroapicalis Aurivillius, 1907

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 ♀; Kloto/Missahoe, 700–850 m, 7.–25. 10. 1990, mehrfach, alle geklopft, KFA. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Tschad, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire, Uganda, Angola (Mourglia & Teocchi 1994).

Erste Meldung aus Togo.

Ropica africana Breuning, 1939, P. Teocchi rev.

N Blitta, 17. 10. 1990, in Anzahl von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Ex-Zaire (Breuning 1960, 1968, Endrödi 1975). W: *Albizzia*, *Celtis*, *Cissus*, *Diospyros*, *Entandrophragma*, *Erythrina*, *Gnetum*, *Manniophyton*, *Terminalia*, *Theobroma*, *Triplochiton* (Teocchi 1993b).

Erste Meldung aus Togo.

Ropica congoana Breuning, 1939, P. Teocchi rev.

Cascade de Kpimé, 3. u. 26. 10. 1990, mehrfach; Kloto/Missahoe, 700–800 m, 8.–25. 10. 1990, in Anzahl; Mt. Agou, 750–950 m, 9. u. 24. 10. 1990, in Anzahl; S Amlamé, 10. 10. 1990, 2 ♀♀; S Badou, 21. 10. 1990, in Anzahl, alle von trockenen Ästen geklopft, KFA. — V: Von Guinea bis Ex-Zaire (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Ropica cf. *ghesquierei* Breuning, 1948

Kloto/Missahoe, 800 m, 7. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Von der Côte d'Ivoire bis Ex-Zaire (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Ropica fuscognata Breuning, 1972

Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Ghana (Breuning 1972, Endrödi 1975).

Erste Meldung aus Togo.

Pteropliini

Baraeus tridentatus (Fabricius, 1801) (Abb. 8)

W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 ♂ in dichtem Bestand von dicken Lianen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Nigeria, Kamerun, Ex-Zaire (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Batrachorhina (Soridus) biapicata (Chevrolat, 1857)

Mt. Agou, 900 m, 9. u. 24. 10. 1990, 1 ♂ 2 ♀♀; S Amlamé, 10. 10. 1990, 1 ♀; Kloto/Missahoe, 25. 10. 1990, 2 ♂♂ 1 ♀, alle geklopft, KFA. — V: Von Sierra Leone bis Uganda (Mourglia & Teocchi 1990).

Erste Meldung aus Togo.

Niphona appendiculatoides Breuning, 1964

E Atakpamé, 16. 10. 1990, mehrfach von dünnen Bäumen geklopft, KFA. Die von Breuning erwähnten „nombreux petits tubercles“ auf dem Pronotum sind nur bei den größten Exemplaren erkennbar. — V: Côte d'Ivoire (Breuning 1964).

Erste Meldung aus Togo.

Niphona affinis Breuning, 1938, P. Teocchi det.

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 6 ♂♂, RM. — V: Ex-Zaire (Breuning 1961b).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia minor (Duvivier, 1891), P. Teocchi rev.

Kloto/Missahoe, 750–850 m, 3.–23. 10. 1990, mehrfach; Cascade de Kpimé, 3.–26. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 11. u. 20. 10. 1990, 2 Ex., alle geklopft, KFA. Die von Breuning 1961b: 768 in seiner Revision abgebildete *P. minor* ist in Wirklichkeit eine *P. biarcuata* (siehe auch Lepesme 1953a, Tafel 29). — V: Von der Côte d'Ivoire bis Ex-Zaire (Lepesme 1953a). W: *Theobroma* (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia biarcuata Thomson, 1858, P. Teocchi rev.

Atakpamé, 18. 10. 1990, 1 ♀; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 ♂, beide geklopft, KFA. — V: Von Guinea bis Rwanda (Lepesme 1953a, Breuning 1955b). W: *Millettia*, *Xylopia*, *Celtis*, *Erythrophloeum* (Duffy 1957, 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia biarcuatoides Breuning, 1943

Kloto/Missahoe, 750–850 m, 8.–25. 10. 1990, mehrfach; Mt. Agou, 900 m, 9. 10. 1990, 1 ♂ 2 ♀♀; S Badou, 11./12. 10. 1990, mehrfach; Cascade de Kpimé, 13. u. 26. 10. 1990, 2 ♂♂ 1 ♀, alle geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Kongo, Ex-Zaire (Endrödi 1975, Mourglia & Teocchi 1994). W: *Piper* (Mourglia & Teocchi 1994).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia bisbinodula (Quedenfeldt, 1883), P. Teocchi rev.

Kpalimé, 2. 10. 1990, 1 ♀; Cascade de Kpimé, 3. u. 26. 10. 1990, 1 ♂♀; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 ♂; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♂; Missahoe, 700 m, 25. 10. 1990, 1 ♂, alle geklopft, KFA. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Kongo, Ex-Zaire, Angola, Rwanda (Lepesme 1953a, Breuning 1955b, 1961b, Endrödi 1975, Duffy 1980). W: *Alchornea*, *Tetrapleura* (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia pseudomucronata Breuning, 1943, P. Teocchi rev.

Mt. Agou, 900 m, 9. 10. 1990, 2 Ex; S Badou, 20. 10. 1990, 1 Ex., alle geklopft, KFA. — V: Liberia, Ghana (Breuning, 1961b).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia lichenea (Duvivier, 1892)

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 ♂♀; Missahoe, 800 m, 23. 10. 1990, 1 ♂, alle geklopft, KFA. — V: Ex-Zaire (Breuning 1961b).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia benjamini Breuning, 1938

N Blitta, 17. 10. 1990, 1 Ex. von *Acacia* geklopft, KFA. — V: Senegal, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Kenya (Breuning 1961b, Teocchi 1989). W: *Celtis*, *Croton*, *Albizzia*, *Triplochiton* (Teocchi 1989).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia cf. *ovatula* Breuning, 1939

S Amlamé, 10. 10. 1990, mehrfach von dürren Ästen geklopft; S Badou, 21. 10. 1990, in großer Zahl auf dürrer Ästen; Cascade de Kpimé, 22. 10. 1990, 1 ♂ Lichtanflug, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Kongo (Lepesme 1953a, Breuning 1965, Endrödi 1975).

Erste Meldung aus Togo.

Pterolophia cf. *guineensis* (Thomson, 1864)

Atakpamé, 18. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire,

Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Kongo (Teocchi 1989). W: *Celtis*, *Triplochiton* (Teocchi 1989).

Erste Meldung aus Togo.

Rhodopini

Diadelia (Myodiadelia) subfasciata (Jordan, 1894), P. Teocchi det.

Mt. Agou, 800–900 m, 9. u. 24. 10. 1990, mehrfach; Cascade de Kpimé, 13. u. 22. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♀, alle geklopft, KFA. — V: Von Guinea bis Ex-Zaire und Angola (Lepesme 1953b, Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Nonyma lepesmei Breuning, 1957, P. Teocchi rev.

Cascade de Kpimé, 4. 10. 1990, 1 ♀; Kloto/Missahoe, 750–850 m, 8. u. 25. 10. 1990, 2 ♂♂, alle geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Nyoma parallela Duvivier, 1892, P. Teocchi det.

S Badou, 21. 10. 1990, mehrfach von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Ex-Zaire (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Nyoma camerunensis (Breuning, 1956), P. Teocchi det.

S Amlamé, 10. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 21. 10. 1990, 1 ♀, alle von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Kamerun (Breuning 1958).

Erste Meldung aus Togo.

Nyoma flavoapicalis (Lepesme & Breuning, 1953)

S Badou, 21. 10. 1990, mehrfach von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire (Breuning 1968).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica amplipennis Pascoe, 1888, P. Teocchi rev.

Kloto/Missahoe, 750–850 m, 3. u. 25. 10. 1990, 1 ♂ 2 ♀♀; S Badou, 11. u. 20. 10. 1990, 2 ♂♂, alle geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana, Benin, Ex-Zaire, Angola, Uganda (Lepesme 1953a, Breuning 1959, Endrödi 1975).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica sparsepilosa Pic, 1944

S Badou, 11. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Benin (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica calceata Chevrolat, 1855, P. Teocchi rev.

Kloto/Missahoe, 850 m, 8. 10. 1990, 1 Ex. geklopft; S Amlamé, 10. 10. 1990, 2 Ex. geklopft; Atakpamé, 18. 10. 1990, 2 Ex. Lichtanflug, KFA. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Nigeria, Ex-Zaire, Angola, Uganda, Tanzania, Mocambique (Veiga Ferreira 1966). W: *Coffea*, *Acacia*, *Calodendrum* (Duffy 1957, 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica costipennis Breuning, 1940

S Badou, 12. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Gabun, Ex-Zaire (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica nigricollis Breuning, 1940

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Von der Côte d'Ivoire bis Äthiopien und Südafrika (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica cf. *lineatopunctata* Pic, 1944

Kloto/Missahoe, 700–850 m, 8.–25. 10. 1990, mehrfach; N Blitta, 17. 10. 1990, 1 Ex., alle geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Benin (Lepesme 1953a).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica bicoloricornis Pic, 1944

Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 Ex. Lichtanflug, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Kamerun, Ex-Zaire, (Breuning 1959, 1968, 1975).

Sophronica cf. *punctatostrata* Breuning, 1948

Missahoe, 700–800 m, 23. u. 25. 10. 1990, mehrfach; Mt. Agou, 900 m, 24. 10. 1990, 1 Ex., alle geklopft, KFA. — Côte d'Ivoire, Ex-Zaire (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica cf. *rufoscapa* Aurivillius, 1907, P. Teocchi rev.

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 Ex.; S Badou, 20. 10. 1990, 1 Ex.; Missahoe, 700–800 m, 23. u. 25. 10. 1990, mehrfach, alle geklopft, KFA. — Die Tiere gehören alle zur f. *aureosetosa* Breuning, 1950, welche konspezifisch mit *Sophronica punctatostrata* Breuning sein dürfte. Beide hier genannten Serien entsprechen exakt der Beschreibung, gehören aber ganz offensichtlich einer Art an. Die Färbung der Tibien variiert von rot bis ganz schwarz. V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Benin, Kamerun, Ex-Zaire, Angola (Lepesme 1953a, Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica cf. *rufobasalis* Breuning, 1940

N Blitta, 17. 10. 1990, 1 Ex.; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 Ex., beide geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone (Breuning 1955a, 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica cf. *suturella* Breuning, 1940

W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ex-Zaire, Angola (Lepesme 1953a, 1953b).

Erste Meldung aus Togo.

Sophronica cf. *laterifuscipennis* Breuning, 1959

Cascade de Kpimé, 3. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Kamerun (Breuning 1959).

Erste Meldung aus Togo.

Acanthocinini

Exocentrus (s. str.) *freyi* Breuning, 1955

S Amlamé, 10. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 21. 10. 1990, in Anzahl, alle von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire (Breuning & Teocchi 1973b). W: *Triplochiton*, *Celtis* (Breuning & Teocchi 1973b).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (*Similexocentrus*) *nitens* Jordan, 1903

S Badou, 21. 10. 1990, 2 ♂♂ 1 ♀ von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika (Breuning & Teocchi 1973a). W: *Anonidium*, *Celtis*, *Triplochiton* (Breuning & Teocchi 1973a).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) armatus Hintz, 1919

S Amlamé, 10. 10. 1990; S Badou, 21. 10. 1990, jeweils in Anzahl von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Kongo, Ex-Zaire (Breuning, 1965, Breuning & Teocchi 1975c). W: *Triplochiton*, *Bosqueia*, *Pterocarpus* — gesammelt auch von *Theobroma*, *Cola*, *Sterculia*, *Berlinia* und *Bombax* (Breuning & Teocchi 1975c).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) cf. nigricollis Hintz, 1919

Cascade de Kpimé, 3. u. 26. 10. 1990, 2 ♀♀ geklopft, KFA. — V: Kamerun (Breuning & Teocchi 1975c). W: Auf *Berlinia* (Breuning & Teocchi 1975c).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) seriatus Jordan, 1903

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 Ex., RM. V: Guinea, Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Angola (Lepesme 1953a, Breuning & Teocchi 1975c). W: *Albizia*, *Detarium*, *Maba* (Breuning & Teocchi 1975c).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) undulatofasciatus Lepesme & Breuning, 1953

S Badou, 21. 10. 1990, mehrfach; Cascade de Kpimé, 22. 10. 1990, 1 ♂, alle von trockenen Ästen geklopft, KFA. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Äquatorialguinea, Gabun, Ex-Zaire, Zimbabwe (Breuning 1953a, Breuning & Teocchi 1975c). W: *Amphimas*, *Mundulea*, *Bosqueia*, *Dichostemma*, *Triplochiton*, Funde auch von *Theobroma* und *Cola* (Breuning & Teocchi 1975c).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) albobstriatus Hintz, 1919

Kloto, 850 m, 7. 10. 1990, 1 ♀ geklopft, KFA. — V: Kamerun, Rep. Zentralafrika (Breuning & Teocchi 1975c). W: *Cola*, auch auf *Chlorophora* (Breuning & Teocchi 1975c).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Camptomyme) flavolineatus Breuning, 1970, P. Teocchi det.

S Badou, 21. 10. 1990, 1 ♂ 3 ♀♀ von trockenen Ästen geklopft, KFA. — Die Tiere gehören der f. *albidus* Teocchi, 1996 an. V: Ghana, Togo, Kamerun, Rep. Zentralafrika (Breuning & Teocchi 1975b, Teocchi 1996). W: *Triplochiton*, *Bosqueia*, *Celtis* (Breuning & Teocchi 1975b).

Exocentrus (Pseudocentrus) strigosus Jordan, 1903

S Badou, 21. 10. 1990, in Anzahl von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire (Breuning & Teocchi 1976b). W: *Theobroma*, *Triplochiton* (Breuning & Teocchi 1976b).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Pseudocentrus) rufobasicornis Breuning, 1957

Cascade de Kpimé, 3.—26. 10. 1990; S Amlamé, 10. 10. 1990; S Badou, 11.—22. 10. 1990, jeweils mehrfach von trockenen Ästen geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Ex-Zaire, Uganda (Breuning & Teocchi 1976a). W: *Triplochiton*, *Bosqueia*, *Celtis* (Breuning & Teocchi 1976a).

Erste Meldung aus Togo.

Exocentrus (Pseudocentrus) ivorensis Breuning, 1956

Mt. Agou, 900 m, 9. 10. 1990, 2 ♂♂; S Badou, 21. 10. 1990, 1 ♂, alle von dünnen Ästen geklopft, KFA. — V: Senegal, Côte d'Ivoire, Kamerun (Breuning & Teocchi 1973c).

Erste Meldung aus Togo.

Sumelis occidentalis (Chevrolat, 1855)

Cascade de Kpimé, 22. u. 26. 10. 1990, 1 ♂ geklopft, KFA. — V: Guinea, Nigeria, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Südafrika (Breuning & Teocchi 1976c). ?Côte d'Ivoire, Ghana, Kongo, Uganda — diese Angaben für *Sumelis singularis* Thomson, 1865 (Breuning 1968, Endrödi 1975, Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Jordanoleiopus (Polymitoleiopus) alboreductus (Lepesme & Breuning, 1953)

Missahoe, 800 m, 23. 10. 1990, 1 Ex. geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire, Ghana (Lepesme 1953a, Breuning 1968).

Erste Meldung aus Togo.

Jordanoleiopus (Polymitoleiopus) gabonicus Breuning, 1958, P. Teocchi det.

Cascade de Kpimé, 3.–26. 10. 1990, in Anzahl; Mt. Agou, 850–950 m, 9. u. 24. 10. 1990, mehrfach; S Amlamé, 10. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 11. u. 22. 10. 1990, 2 Ex.; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 1 Ex.; Missahoe, 800 m, 23. 10. 1990, 1 Ex., alle geklopft, KFA. — V: Kongo (Breuning 1958).

Erste Meldung aus Togo.

Jordanoleiopus (Polymitoleiopus) cf. antennalis (Jordan, 1894)

S Badou, 21. 10. 1990, 1 Ex. von trockenen Ästen geklopft, KFA. — V: Sierra Leone, Kamerun, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Mourglia & Teocchi 1994). W: *Theobroma*, *Celtis*, *Triplochiton* (Mourglia & Teocchi 1994).

Erste Meldung aus Togo.

Jordanoleiopus (Polymitoleiopus) ivorensis Breuning, 1968

Kloto/Missahoe, 900 m, 7. u. 25. 10. 1990, 3 Ex. geklopft, KFA. — V: Côte d'Ivoire (Breuning 1968).

Erste Meldung aus Togo.

Saperdini

Glenea (s. str.) *fasciata* (Fabricius, 1781)

S Badou, 11. 10. 1990, 1 ♀ auf Gebüsch, KFA. — V: Von Senegal bis Rwanda bzw. Angola (Mourglia & Teocchi 1990). W: *Theobroma*, *Coffea* (Duffy 1957).

Glenea (s. str.) *giraffa* (Dalmann, 1817)

Kloto, 850 m, 7. u. 25. 10. 1990, 1 ♂ geflogen, KFA. — V: Von Senegal bis Gabun (Mourglia & Teocchi 1990). W: *Cola*, *Coryanthe*, *Discoglypsemna*, *Microdesmis*, *Guarea*, *Baphia*, *Cussonia*, *Turraecanthus*, *Vernonia*, *Chrysophyllum*, *Pterygota*, *Theobroma* (Duffy 1957, 1980).

Glenea (Jordanoglenea) jordani Lepesme & Breuning, 1952

S Badou, 11. 10. 1990, 1 Ex.; Cascade de Kpimé, 13. 10. 1990, 1 Ex., KFA. — V: Von Sierra Leone bis Uganda (Lepesme 1953a). W: *Ongokea* (Duffy 1980).

Erste Meldung aus Togo.

Glenea (Volumnia) apicalis (Chevrolat, 1857)

Kpalimé, 2. 10. 1990, 1 Ex.; S Badou, 11. 10. 1990, 1 Ex., beide auf Gebüsch, KFA. — V: Von Guinea und Liberia bis Uganda und Zimbabwe, in der ssp. *G. apicalis westermanni* Thomson, 1860 von Kenya bis Natal (Lepesme & Breuning 1952, Duffy 1957). W: *Gossypium*, *Hibiscus*, *Cordia*, *Drypetes*, *Trichilia*, *Abutilon*, *Triumfelta*, *Phaseolus*, *Vigna*, *Bauhinia* (Duffy 1957, 1980).

Phytoecia (Pseudoblepisanis) analis (Fabricius, 1781)

Mt. Agou, 900 m, 9. u. 24. 10. 1990, 2 ♀♀; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♂, alle in niedriger Vegetation, KFA. — V: Von Senegal bis Gabun (Lepesme 1953a).

Phytoecia (Pseudoblepisanis) kolbei Breuning, 1951

Kloto/ Missahoe, 800 m, 8. 10. 1990, 1 ♀; S Badou, 12. u. 20. 10. 1990, 1 ♂ 3 ♀♀; Cascade de Kpimé, 13. 10. 1990, 1 ♀, alle in niedriger Vegetation, KFA. Kpalimé, 2. 1985, 1 ♀, Werner leg., coll. A. — V: Von Guinea bis Ex-Zaire und Angola (Lepesme & Breuning 1952, Breuning 1953a, 1959).

Phytoecia (Pseudoblepisanis) nigriventris (Kolbe, 1893)

Kloto/ Missahoe, 7. 10. 1990, 1 ♂; Mt. Agou, 850–950 m, 9.–27. 10. 1990, mehrfach, alle in niedriger Vegetation, KFA. — V: Von Guinea und Sierra Leone bis Uganda und Angola (Breuning 1953a, Mourglia & Teocchi 1994).

Nupserha vitticollis (Kolbe, 1893)

Kloto/ Missahoe, 750–850 m, 7.–23. 10. 1990, mehrfach; Mt. Agou, 850 m, 9. 10. 1990, 2 ♀♀; S Badou, 22. 10. 1990, 1 ♀, alle in niedriger Vegetation, KFA. — V: Von Guinea-Bissau bis zum Victoria See (Brivio 1958, Lepesme & Breuning 1952). W: *Zea*, *Gossypium*, *Camellia*, *Coffea*, *Myrianthus* (Duffy 1980).

Nupserha deusta (Dalmann, 1817)

Mt. Agou, 850–950 m, 9.–27. 10. 1990, mehrfach; S Badou, 12. 10. 1990, 1 ♂♀; Missahoe, 750 m, 23. 10. 1990, 1 ♀, alle in niedriger Vegetation, KFA. — V: Von Guinea und Sierra Leone bis Burundi (Breuning 1955a, 1955b, Teocchi & Mourglia 1986). W: Duffy (1980) zitiert Mallamaire (1956), der als Wirtspflanze *Theobroma* meldet — diese Angabe erscheint allerdings zweifelhaft.

Nupserha bidentata (Fabricius, 1792)

S Badou, 20. 10. 1990, mehrfach; Mt. Agou, 850 m, 24. 10. 1990, 1 ♂, alle in niedriger Vegetation, KFA. — V: Von Senegal bis Uganda und Tanzania bzw. Angola (Mourglia & Teocchi 1990).

Neonitocris modesta (Fabricius, 1781)

S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♂ im Unterwuchs, KFA. — V: Von Guinea und Sierra Leone bis Kamerun (Lepesme 1953a, Breuning 1955a).

Nitocris buettneri Kolbe, 1893

Kpalimé, 5. 1990, 1 ♂, Bousquet leg., coll. RM. V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Nigeria, Kamerun, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1952, Lepesme 1953a).

Nitocris (s. str.) *pascoei* Thomson, 1858

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 1 Ex., RM; S Badou, 20. 10. 1990, 1 ♂ im Unterwuchs, KFA. — V: Von Sierra Leone bis zum Victoria See und Angola (Jordan 1894, Lepesme 1953a, 1953b).

Obereopsis obscuritarsis (Chevrolat, 1855)

Kloto/ Missahoe, 750–850 m, 7.–25. 10. 1990, 1 ♂ 2 ♀♀; Mt. Agou, 800–900 m, 9.–27. 10. 1990, in Anzahl; S Badou, 11./12. 10. 1990, mehrfach, alle in krautiger Vegetation, KFA. — V: Von Senegal bis Somalia und Tanzania bzw. Angola (Teocchi & Mourglia 1986). W: *Paulowilhelmia*, *Piper* (Breuning & Teocchi 1981).

Obereopsis cf. *variipes* Chevrolat, 1858

Kloto/ Missahoe, 850 m, 7. u. 25. 10. 1990, 2 Ex. in krautiger Vegetation, KFA. — V: Von

Guinea bis S-Sudan und Tanzania bzw. Angola (Lepesme & Breuning 1952, Lepesme 1953a, Breuning 1957a).

Obereopsis cf. *obsoleta* Chevrolat, 1858

Kloto, 850 m, 26. 10. 1990, 1 Ex. in krautiger Vegetation, KFA. — V: Von Guinea bis Ex-Zaire und Angola (Lepesme & Breuning 1952).

Obereopsis cf. *basirufipennis* Breuning, 1961, P. Teocchi rev.

S Badou, 11. 10. 1990, 2 ♂♀ in krautiger Vegetation, KFA. — V: Togo (Breuning 1961a).

Obereopsis cf. *basiflava* Lepesme & Breuning, 1953

Kloto/Missahoe, 800–900 m, 2. u. 25. 10. 1990, 2 ♀♀; S Badou, 12. 10. 1990, 1 ♂, alle in krautiger Vegetation, KFA. — V: Côte d'Ivoire (Breuning 1957a).

Erste Meldung aus Togo.

Obereopsis endroedi Breuning, 1973

S Badou, 12. 10. 1990, 1 ♂♀; Kloto/Missahoe, 750–850 m, 23. 10. 1990, 1 ♂, alle in krautiger Vegetation, KFA. — V: Ghana (Endrödi 1975).

Erste Meldung aus Togo.

Agapanthiini

Hippopsicon lacteolum Thomson, 1858

Cascade de Kpimé, 3.–26. 10. 1990, mehrfach; Kloto/Missahoe, 700–900 m, 7.–25. 10. 1990, in Anzahl; S Badou, 11. 10. 1990, 2 ♂♂ 1 ♀; W Atakpamé, 19. 10. 1990, 2 ♂♂, alle von Lianen geklopft, KFA. — V: Guinea, Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire, Angola (Jordan 1894, Mourglia & Teocchi 1994). W: *Hippocratea* (Mourglia & Teocchi 1994).

Erste Meldung aus Togo.

Hippopsicon luteolum Quedenfeldt, 1882

N Blitta, 17. 10. 1990, 1 ♂♀; Missahoe, 800 m, 25. 10. 1990, 1 ♂, alle von Lianen geklopft, KFA: — V: Von der Côte d'Ivoire bis Ex-Zaire und Angola (Breuning 1957b), Guinea, Kongo, Rep. Zentralafrika, Uganda (Lepesme 1948, Breuning 1955a, Duffy 1980). W: *Oxystigma*, *Celtis*, *Trema* (Mourglia & Teocchi 1994).

Erste Meldung aus Togo.

Typocaeta subfasciata Thomson, 1864

Atakpamé, 25. 3. 1936, 1 ♀ G. C. M. Schulten, im Mus. Amsterdam, det. A. — V: Von Ghana bis Ex-Zaire (Breuning 1957b).

Erste Meldung aus Togo.

Typocaeta togoensis Adlbauer, 1995

Cascade de Kpimé, 22. u. 26. 10. 1990, bei Nacht mehrfach auf sehr dünnen *Ficus*-Ästen, KFA. V: Togo (Adlbauer 1995).

Hyllisia cf. *stenideoides guineensis* Breuning, 1957

Togo, KM 15, 12. 6. 1984, 1 ♂ im Mus. Amsterdam, det. A. — Möglicherweise ist die ssp. *guineensis* als eigene Art zu sehen. V: Guinea, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo (Breuning 1953a, 1957b, Endrödi 1975).

Hyllisia imitans (Duvivier, 1892)

Kpalimé, 2. 10. 1990, 1 Ex. von Liane geklopft; Missahoe, 750 m, 23. 10. 1990, 1 Ex. in Gras-

bestand, KFA. — V: Senegal, Guinea, Liberia, Côte d'Ivoire, Kongo, Ex-Zaire, Uganda, Angola (Lepesme & Breuning 1952, Breuning 1968, Teocchi 1986).

Erste Meldung aus Togo.

Zipoetoides nigrescens Breuning, 1961, P. Teocchi det.

Fazao, 580 m, 16. 4. 1985, 4♂♀, RM. — V: Togo, Ex-Zaire (Teocchi 1986b).

Anauxesis calabarica (Chevrolat, 1855)

Kpalimé, 3. 1986, 1♂, Werner leg., coll. RM. — V: Guinea, Côte d'Ivoire, Nigeria, Rep. Zentralafrika, Gabun, Kongo, Ex-Zaire (Lepesme & Breuning 1952, Breuning 1957b, Mayné & Donis 1962, Breuning & Teocchi 1981).

Erste Meldung aus Togo.

Diskussion

In das vorstehende Verzeichnis wurden einige Arten der Gattungen *Ocularia*, *Ropica* und *Sophronica* nicht integriert, weil eine zufriedenstellende Determination nicht gelang. Von den restlichen 150 angeführten Taxa (149 Arten, 1 Unterart) werden 84 zum ersten Mal aus Togo gemeldet, das sind 56%! Dieser hohe Anteil bisher aus Togo noch nicht bekannter Lamiinen zeigt einerseits den immer noch ziemlich unbefriedigenden Erforschungsstand der Entomofauna in vielen afrikanischen Staaten, das trifft auch auf das Untersuchungsgebiet zu, andererseits weist das Ergebnis deutlich darauf hin, daß auch gegenwärtig, trotz massiver Naturraumzerstörung, immer noch eine erstaunlich reichhaltige Fauna existiert. Zwar sind die noch einigermaßen naturnahen Gebiete auf wenige, mehr oder weniger kleine Bereiche zurückgedrängt (siehe Teil I), auf diesen konnte sich aber zumindest bis zum Untersuchungszeitraum eine bemerkenswert artenreiche Tierwelt halten bzw. behaupten. Ob dies auch für die Zukunft gelten kann erscheint uns allerdings äußerst fraglich.

Von den aufgelisteten Taxa sind 5 Arten (*Isochariesthes undulato vittata*, *Hecyrofrea conradti*, *Phryneta silacea*, *Obereopsis* cf. *basirufipennis* und *Typocaeta togoensis*) bisher nur von Togo bekannt geworden, dies ist für ein so kleines Land, wie es Togo ist, ausgesprochen bemerkenswert. Es unterstreicht aber auch deutlich die schon in Teil I angesprochene besondere Lage Togos am Rande des westafrikanischen Waldblocks.

Eine auf derzeitigen Kenntnisstand beruhende Analyse ergibt einen Anteil von 111 Taxa (= 74 %), der offenbar auf die Guinea-Zone beschränkt ist und somit zu den Bewohnern des west- und zentralafrikanischen Regenwaldes zu rechnen ist. Davon besitzen 88 Taxa (= 59 %) eine weitere Verbreitung in West- und Zentralafrika, 23 Taxa (= 15 %) scheinen auf den westafrikanischen Waldblock beschränkt zu sein.

15 Arten (= 10 %) sind als Savannenbewohner West- und Zentralafrikas einzustufen, bzw. leben in Wäldern der Guinea-Savanne oder auch in den Übergangsbereichen von Regenwald zur Savanne. 24 Arten (= 16 %) weisen in Afrika eine sehr weite Verbreitung auf und kommen in mehreren Vegetationszonen vor.

Bei dieser Aufschlüsselung ist natürlich zu bedenken, daß typische Waldbewohner entlang von Galeriewäldern oder in Waldinseln der Guinea-Savanne mehr oder weniger weit in die Savannen (Mosaik) vordringen. Andererseits können auch „echte“ Savannenbewohner weit in die Waldgebiete eindringen, besonders durch das Anlegen der mittlerweile überall vorhandenen Rodungsflächen wird diese Tendenz massiv

gefördert. Dadurch erhalten die oben genannten Zahlen den Charakter von Richtwerten, die als Annäherung zu sehen sind. Schließlich lassen sich auch nicht alle Arten streng einer der oben genannten Vegetationszonen zuordnen.

Dank

Unser Dank gilt den Herren F. Adlbauer für Begleitung und Sammelunterstützung, sowie J. M. Bousquet und K. Werner für die Beschaffung von Tieren. Herrn A. P. J. A. Teunissen sind wir für die Vermittlung einer Bestimmungssendung aus dem Museum Amsterdam sehr verbunden und Herrn P. Teocchi danken wir für die Hilfe bei der Identifikation schwieriger Arten herzlich.

Zusammenfassung

Aus Togo werden 150 Cerambyciden der UF Lamiinae gemeldet, davon waren 84 Arten (=56 %) bis jetzt vom Untersuchungsgebiet nicht bekannt. 5 der angeführten Arten kommen nach derzeitigem Kenntnisstand ausschließlich in Togo vor.

Im Teil I noch nicht zitierte Literatur

- Adlbauer, K. (1995): Eine neue *Typocaeta*-Art aus Togo (Coleoptera: Cerambycidae). — Koleopt. Rdsch. 65: 201–202.
- Adlbauer, K. (1997): Bockkäfer aus Zimbabwe und Transvaal. Teil III — Lamiinae (Coleoptera Cerambycidae). — Lambillionea 97(2): 298–320.
- Adlbauer, K. & R. Mourglia (1995): Zur Bockkäferfauna von Togo I. Parandrinae, Prioninae, Cerambycinae (Col., Cerambycidae). — Bonn. zool. Beitr. 45: 209–223.
- Baguena Corella, L. (1952): Primera nota sobre Lamiinae de los Territorios Espanoles del Golfo de Guinea (Col. Phytophagoidea). — Eos 28: 7–56.
- Boulard, M. & P. Teocchi (1971): Notes et documents concernant la biologie d' *Analeptes trifasciata* F. en Afrique centrale (Coleoptera-Cerambycidae). — Cahiers La Maboké 9: 163–173.
- Breuning, S. (1934): Etudes sur les Lamiines (Coléop. Cerambycidae). Première Tribu: Tragocephalini Thomson. — Nov. Ent., Supp. 2, Fasc. 1–13: 7–98.
- Breuning, S. (1935): Deuxième Tribu: Sternotomini Thomson. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 14–20: 99–156.
- Breuning, S. (1937): Quatrième Tribu: Ceroplesini Thomson. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 30–34: 231–270.
- Breuning, S. (1938): Septième Tribu: Ancyronotini Lac. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 41–46: 319–364.
- Breuning, S. (1940): Neuvième Tribu: Dorcaschematini Thoms. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 67–71: 527–568.
- Breuning, S. (1942): Dixième tribu: Crossotini Thoms. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 73–84: 8–101.
- Breuning, S. (1943–1945): Douzième tribu: Agniini Thomson. — Nov. Ent., Supp. 3, Fasc. 89–137: 137–523.
- Breuning, S. (1953): Verzeichnis der von Dr. J. Bechyné in Französisch Guinea im Jahre 1951 gesammelten Lamiinae (Col. Cerambycidae). — Ent. Arb. Mus. Frey 4: 1–9.
- Breuning, S. (1954): Nouvelles formes de Lamiines (Sixième partie). — Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique 30(28): 1–23.
- Breuning, S. (1955a): Eine Cerambyciden-Ausbeute von Französisch Guinea. — Ent. Arb. Mus. Frey 6: 662–666.
- Breuning, S. (1955b): Contributions à l'étude de la faune entomologique du Ruanda-Urundi. 22. Coleoptera Cerambycidae Lamiinae. — Ann. Mus. Congo Tervuren, in-8°, Zool. 36: 215–239.
- Breuning, S. (1957a): Révision du genre *Obereopsis* Chvrl. (Insecta: Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae). — Indian Forest Records (N. S.), Ent. 9(3): 1°122.

- Breuning, S. (1957b): Révision des Agapanthiini africains (Cerambycidae, Col.). — Bull. I.F.A.N. 19: 792—869.
- Breuning, S. (1958 u. 1959): Révision des Acanthocini de l'Afrique noire, 1—4. — Bull. I.F.A.N. 20: 979—1065, 21: 113—170, 21: 607—652 und 21: 1052—1104.
- Breuning, S. (1959): Lamiinae (Coleoptera, Cerambycidae) de l'Angola. — Pub. cult. Companhia de Diamantes de Angola, Servicos Culturais Dundo, Luanda 41: 13—22.
- Breuning, S. (1960): Révision des Apomecynini de l'Afrique noire (Col. Cerambycidae). — Bull. I.F.A.N. 22: 217—226 und 22: 555—609.
- Breuning, S. (1961a): Neue Cerambyciden aus den Sammlungen des Zoologischen Museums der Humboldt-Universität zu Berlin (Coleoptera, Cerambycidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin 37: 297—328.
- Breuning, S. (1961b): Révision des Pteropliini de l'Afrique noire. — Bull. I.F.A.N. 23: 452—484, 23: 739—781 und 23: 1054—1097.
- Breuning, S. (1962): Nouvelles Formes de Lamiaires (Quatorzième partie). — Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique 38(40): 1—16.
- Breuning, S. (1964): Descriptions de nouveaux Lamiaires (Col. Cerambycidae). — Bull. Soc. Ent. Mulhouse, nov.-déc.: 95—103.
- Breuning, S. (1965): Contribution à la faune du Congo (Brazzaville) IX. - Coléoptères Cérambycides Lamiinae. — Bull. I.F.A.N. 27: 1057—1078.
- Breuning, S. (1968): Contributions à la connaissance de la faune entomologique de la Côte d'Ivoire. XXI. — Coleoptera Cerambycidae Lamiinae. — Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., in-8°, Zool. 165: 297—355.
- Breuning, S. (1972): Entomological Explorations in Ghana by Dr. S. Endrödy-Younga. 10. Lamiinae II. (Coleoptera, Cerambycidae). — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 64: 227—233.
- Breuning, S. (1975): Beschreibung neuer Lamiinae von Ghana (Coleoptera: Cerambycidae). — Folia ent. Hung. 28: 277—279.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1973a): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 1. note. — Bull. I.F.A.N. 35: 136—144.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1973b): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 2. note. — Bull. I.F.A.N. 35: 334—345.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1973c): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 3. note. — Bull. I.F.A.N. 35: 579—596.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1974a): Mises au point concernant quelques Lamiaires africains et descriptions de formes nouvelles (Coleoptera Cerambycidae) 1. note. — Bull. I.F.A.N. 36: 117—129.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1974b): Note sur *Prosopocera signatifrons* Duv., *P. lactator* Fabr. et *P. valida* Auriv. Description de l'adulte, de la larve et de la nymphe. Chorologie, Bionomie succincte (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Soc. Linn. Lyon 43: 374—386.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1974c): Note sur *Hecyra obscurator* F. Coléoptère Cerambycidae Lamiinae vivant sur le Manioc en Afrique centrale. — Bull. I.F.A.N. 36: 394—402.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1975a): Notes et mises au point concernant quelques Prosopocerini (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. I.F.A.N. 37: 345—370.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1975b): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 5. note. — Bull. I.F.A.N. 37: 641—656.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1975c): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 6. note. — Bull. I.F.A.N. 37: 812—835.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1976a): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae) 7. note. — Bull. I.F.A.N. 38: 342—368.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1976b): Mises au point relatives au genre *Exocentrus* Mulsant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). 8. note. — Bull. I.F.A.N. 38: 660—672.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1976c): Le genre *Sumelis* Thomson (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. I.F.A.N. 38: 135—140.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1978): Notes et mises au point concernant quelques Apomecynini africains (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. I.F.A.N. 40: 605—620.

- Breuning, S. & P. Teocchi (1979): Révision des *Acmodactylini* Thomson et données bionomiques les concernant (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. I.F.A.N. 41: 366—407.
- Breuning, S. & P. Teocchi (1981): Notes concernant la bionomie de quelques Lamiinaes africains. — Bull. Soc. Linn. Lyon 50: 254—272.
- Breuning, S. & A. Villiers (1962): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. Sur quelques Coléoptères Cérambycides. — Bull. I.F.A.N. 24: 395—403.
- Dillon, L. S. & E. S. Dillon (1948): The tribe Dorcaschematini (Coleoptera: Cerambycidae). — Trans. Amer. Ent. Soc. 73: 173—298.
- Dillon, L. S. & E. S. Dillon (1959): The Monochamini (Cerambycidae) of the Ethiopian Faunistic Region III. *Oxyhammus* and Relatives. — Ent. Arb. Mus. Frey 10: 415—463.
- Duvivier, A. (1892): Contributions a la faune entomologique de l'Afrique centrale II. Note sur les Coléoptères des vallées de l'Itimbiri-Rubi et de l'Uellé. — Ann. Soc. Ent. Belgique 36: 257—369.
- Endrödi, S. (1975): Entomological explorations in Ghana by Dr. S. Endrödy-Younga. 16. Lamiinae (Coleoptera: Cerambycidae) IV. — Folia Ent. Hung. 28(1): 73—79.
- Entwistle, P. F. (1963): The identity, variation and distribution of some members of the genus *Tragocephala* Castelnau (Coleoptera: Lamiidae) in West Africa with descriptions of five new subspecies. — Trans. R. Ent. Soc. London 115(3): 63—93.
- Jordan, K. (1894): On African Longicornia. — Nov. Zool. 1: 139—267.
- Lepesme, P. (1948): Longicornes de Bukoko. — Agronomie tropicale 3(5—6): 282—286.
- Lepesme, P. (1950): Longicornes récoltés au Liberia par P. L. Dekyser et B. Holas. — Bull. I.F.A.N. 12: 395—400.
- Lepesme, P. (1953a): Coléoptères Cerambycides (Longicornes) de Côte d'Ivoire. — I.F.A.N., Catalogues 11: 103 pp, 38 pl.
- Lepesme, P. (1953b): Coleoptera Cerambycidae de l'Angola obtenus par le Musée de Dundo. — Pub. cult. Companhia de Diamantes de Angola, Luanda 16: 49—60.
- Lepesme, P. & S. Breuning (1950): Les Tragocephalini de l'Ouest Africain. — Longicornia 1: 423—509.
- Lepesme, P. & S. Breuning (1952): La Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. IV. — Coléoptères Cerambycidae. — Mém. I.F.A.N. 19: 49—66.
- Lepesme, P. & S. Breuning (1955): Lamiinaes nouveaux de Côte d'Ivoire (Col. Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Soc. ent. France 60: 122—128.
- Lepesme, P. & S. Breuning (1956b). Les "Sternotomini" de l'Ouest Africain. — Longicornia 3: 269—347.
- Mourglia, R. & P. Teocchi (1994): Terzo contributo alla conoscenza dei Cerambicidi (Coleoptera Cerambycidae) della Sierra Leone, con note sulle loro piante ospiti, sinonimie e descrizione di nuove specie del genere *Denticerus* Jordan, 1894. In: Ricerche biologiche in Sierra Leone IV. — Acc. Naz. Lincei 267: 399—421.
- Simonetta, J. & P. Teocchi (1995): Contribution a la connaissance des Lamiinaes de la Somalie (Coleoptera, Cerambycidae). — Fragmenta entomologica 26: 363—409.
- Teocchi, P. (1984): Transfert de *Poimenesperus tragonoides* Lep. dans le genre *Tragon* Mur., et notes concernant ce dernier (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Rev. Zool. afr. 98: 879—885.
- Teocchi, P. (1985): Addenda aux listes de plant-hôtes de cinq Lamiinaes africains (Col. Cerambycidae). — Bull. Soc. Ent. Mulhouse, Janv.—Mars: 13—14.
- Teocchi, P. (1986a): Note sur une petite collection de Lamiinaes colligés en R.P.C. et au Cameroun (Coleoptera Cerambycidae). — Bull. Soc. Ent. Mulhouse, Janv.—Mars: 11—15.
- Teocchi, P. (1986b): Observations sur le terrain. Présence de *Zipoetoides nigrescens* Br. au Togo. — Bull. Sciences Nat. 49: 7.
- Teocchi, P. (1988a): Notes concernant divers Lamiinaes africains (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Sciences Nat. 60: 25—28.
- Teocchi, P. (1988b): Note concernant les genres *Paracorus* Kolbe, *Pericorus* Breuning et *Microcymatura* Breuning (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Soc. Linn. Lyon 57: 294—300.

- Teocchi, P. (1988c): Observations, diagnoses et synonymies concernant quelques Lamiaires africains (Coleoptera Cerambycidae). — Bull. Sciences Nat. 57: 17–20.
- Teocchi, P. (1989): Synonymies, chorologie et plantes-hôtes de quatre *Pterolophia* Newman de l'Afrique noire (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Soc. Linn. Lyon 58: 255–256.
- Teocchi, P. (1990a): Quelques rectifications systématiques sur les Lamiaires (Coleoptera Cerambycidae). — Bull. Soc. ent. Mulhouse, juill.–sept.: 45–47.
- Teocchi, P. (1990b): Synonymie, bionomie et bibliographie de *Monochamus ruspator* F. (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Soc. Linn. Lyon 59: 92–95.
- Teocchi, P. (1990c): Diagnoses, synonymies et notes concernant quelques Lamiaires africains (Coleoptera, Cerambycidae). — G. it. Ent. 5: 133–139.
- Teocchi, P. (1990d): Synonymies, corrections et observations relatives à la dernière note de St. von Breuning (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Sciences Nat. 68: 26–28.
- Teocchi, P. (1991): Synonymies, diagnoses et bionomie de quelques Lamiaires africains du genre *Eunidia* Erichson (Coleoptera: Cerambycidae) IV. — Elytron 5: 71–83.
- Teocchi, P. (1992): Diagnoses, synonymies et position de quelques Lamiaires africains (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Bull. Sciences Nat. 74: 12–16.
- Teocchi, P. (1993a): Création du genre *Isochariesthes* nov., et note concernant quelques genres de la tribu des Tragocephalini Thomson (Coleoptera Cerambycidae Lamiinae). — Lambillionea 93(2): 220–222.
- Teocchi, P. (1993b): Plantes-hôtes et bionomie de quelques Cerambycidae africains (Coleoptera). — Bull. mens. Soc. linn. Lyon 62: 265–272.
- Teocchi, P. (1996): Diagnoses, synonymies et chorologies de quelques Lamiaires africains (Coleoptera Cerambycidae). — Lambillionea 96(1): 174–180.
- Teocchi, P. (1997): Diagnoses, synonymies et chorologie de quelques Lamiaires africains (Coleoptera Cerambycidae). — Lambillionea 97(1): 150–160.
- Thompson, G. H. (1963): Forest Coleoptera of Ghana. — Oxford: 78 pp.
- Veiga Ferreira, G. (1966): Longicornios de Mocambique II. — Revta. Ent. Mocamb. 9(1–2): 1–877.

Dr. Karl Adlbauer, Landesmuseum Joanneum, Zoologie, Raubergasse 10, A-8010 Graz. — Riccardo Mourglia, Strada Scaravaglio 53/3, I-10098 Rivoli (Torino).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 353–365	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Redescription of *Atracheodillo marmorivagus* (Isopoda, Oniscidea, Eubelidae), an arboricolous isopod from Congo and Rwanda

Christian Schmidt

Abstract. The terrestrial isopod species *Atracheodillo marmorivagus* Arcangeli, 1950 (Isopoda, Oniscidea, Eubelidae) is redescribed on the basis of the type-material and new specimens collected by canopy fogging of *Carapa grandiflora* (Meliaceae) trees in rainforests in Rwanda and eastern Congo. A lectotype is designated.

Key words. Crustacea, Isopoda, Oniscidea, Eubelidae, *Atracheodillo marmorivagus*, Congo, Rwanda.

Introduction

Specimens of a terrestrial isopod were recently collected by canopy-fogging of *Carapa grandiflora* (Meliaceae) trees in rainforests in Rwanda and eastern Congo. All major characters of the new material are shared with the poorly known species *Atracheodillo marmorivagus* Archangeli, 1950, which had been described from eastern Congo without any information on its habitat. A detailed description including the structure of pleopodal lungs is provided here.

Material and methods

Type-material examined: Congo: Mombassa: Lubero, 1 male (lectotype, designated herein) 2 females, leg. L. Burgeon, VIII. 1932 (MRAC 37992-37994); Kivu: Kibumba, 1 female with marsupium, leg. L. Burgeon, 07. IX. 1932 (MRAC 37996); Kivu: Tshibinda, 1 female, leg. L. Burgeon, XI. 1932 (MRAC 37995); Lac Mokoto, 1 female, leg. J. Ghesquière, 31. VIII. 1937 (MRAC 21047); the specimens except for the male one, are paralectotypes.

Other Material: Rwanda, Rusumo, Ibanda Makera, on *Teclea nobilis* (Rutaceae), 1 female, leg. Th. Wagner, X 1993 (MRAC 57355); Rwanda, Nyakabuye, Cyamodongo, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 3, 3 males, leg. Th. Wagner, X. 1993 (MRAC 57356); Rwanda, Nyakabuye, Cyamodongo, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 4, 3 males and 4 females, leg. Th. Wagner, X. 1993 (*84; author's collection); Rwanda, Nyakabuye, Cyamodongo, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 7, 1 female and 1 juv., leg. Th. Wagner, X. 1993 (*85; ZFMK); Rwanda, Nyakabuye, Cyamodongo, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 11, 3 females, 1 male (male dissected), leg. Th. Wagner, X. 1993 (SMNS 15515); Rwanda, Nyakabuye, Cyamodongo, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 12, 3 females with marsupium, 8 females without, 15 males, remains of one specimen containing the empty puparium of a Rhinophoridae fly. leg. Th. Wagner, X. 1993 (*87; ZFMK); Congo, Kivu-Sud, Irangi, 900 m, Rainforest, on *Carapa grandiflora* tree No. 15, 3 females, leg. Th. Wagner, X. 1993 (SMNS 15514).

In addition, in his original description, Arcangeli (1950) mentioned a sample with the following data: Koteli, 8 males, 23 females, leg. Schouteneden, 13. I. 1923. This material could not be located.

Abbreviations: ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; MRAC: Musée Royale de l'Afrique Centrale, Tervuren; SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Methods: Dissected appendages were mounted on slides. For transverse sections, a pleon was dehydrated through a graded ethanol series and then embedded in 'Unicryl'-resin (British Bio Cell). Semithin cross sections (2.5 μm) were prepared and stained with toluidine blue. All drawings were prepared using a microscope or a stereomicroscope fitted with a camera lucida.

Description

Maximum size 5.8 x 2.5 mm; exact measurements could hardly be taken, because most specimens are rolled and became inflated by the preserving medium.

Endoantennal conglobation ability present, cephalothorax with a weak frontal line interrupted in the middle (fig. 1). Eyes composed of 11–18 ommatidia. Tergal surface without any distinct sculpture, but with the pale muscle insertion spots as usual in Oniscidea. The coloration is an irregular pattern of light and dark brown patches (preserved only in part of the material).

First coxal plate with sulcus arcuatus as usual in the Eubelidae, and a conspicuous schisma (fig. 2). All coxal plates with a nodulus lateralis at about the same distance from the lateral and posterior margins. In the specimen dissected, the fourth coxal plate has a pair of noduli laterales on each side in the same position (fig. 2). This is nothing more than an individual aberration, because three other examined specimens showed only one nodulus on the fourth coxal plate. However, the noduli are very small, even smaller than the tricorns, therefore this character could not be confirmed for all specimens.

First antenna (fig. 3, A1) triarticulate, the apical article more slender than the basal and medial ones (in one of the dissected specimens, the first antennae look two-jointed, but this seems to be due to a damage caused by dissection or fixation; in other specimens, the first antennae are triarticulate). Two larger aesthetascs in apical, and some smaller aesthetascs in subapical position on the apical article. Second antenna (fig. 3, A2) with biarticulate flagellum; the apical article is more than twice as long as the basal one.

Mouthparts (fig. 3): Right mandible on the hairy lobe with 1 penicil, left mandible with 2 penicils. Both mandibles with 1 penicil between the hairy lobe and the pars molaris, which consists of several hairy setae. Outer endite of first maxilla bearing 4 thick and 6 slightly thinner teeth (tooth setae), 3 of the latter with distinctly cleft tip. Beside the most medial tooth there is another small tooth, less than half as long as the others. Inner endite with a small, acute tip on its outer angle and three penicils on the inner angle. One of the three penicils is smaller than the other two. Second maxilla apically bilobate. Maxillipede with endite bearing three large spines on its apical margin and a small tip on its inner margin. Endopodite palp 3-articulate, basal article with 2 large setae, medial article with a group of 1 large and 1 small seta and another group of 1 large and several small setae on the inner margin and 1 (2) small setae on the outer margin. Apical article with a small seta on its outer margin and a brush of setae at the tip.

Pereiopods (figs 4–6): Pereiopod 1 with antennal cleaning brush on carpus and propodus. Male pereiopods 1 and 2 with a distinct, 3 with a less distinct ventral brush on the carpus. Dactyli with curved bristle that has an immediately constricted apex surpassed by a very fine tip. Pereiopod 7 without conspicuous modifications (on one leg of the dissected specimen there is a hairy area on the inner surface of the basis).

Pleopods (figs 7–9) provided with open lungs on the exopodites 1–4. On exopodites 1 and 2 there is a large folded area covered only at its basal margin, on exopodite 3 the lung is nearly completely covered by the caudal wall and distinctly smaller, on exopodite 4 it is similar to 3 but smaller, on exopodite 5 only vestiges of a lung are present.

In contrast to the '*Oniscus*-type' lungs, on exopodites 1–4 at least some tubules are penetrating the interior of the pleopod, a condition resembling the type of lung found in *Trachelipus*. All exopodites with a lateral row of setae. First exopodite of male with a short mediocaudal tip that is separated from the lung field, which occupies more than half of the exopodite by a strong constriction. In the type

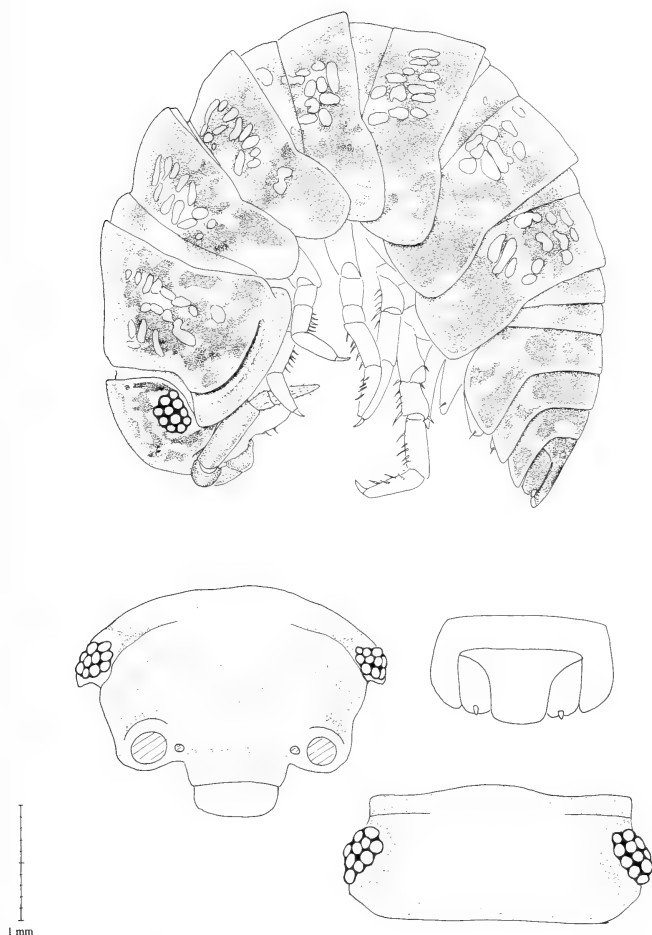


Fig. 1: *Atracheodillo marmorivagus*, male (1.4 mm wide; *87; ZFMK), habitus lateral, pleomere 5, pleotelson and uropods; male (2.3 mm wide; SMNS 15515), cephalothorax, frontal and lateral view.

specimen the medial tip is slightly longer than figured here (compare Arcangeli's 1950 drawing). Endopodites 1 and 2 without any remarkable features.

Uropods with exopodites inserting on the caudal margin of the protopod; pleotelson truncate, with slightly convex apical margin and strongly concave lateral margins.

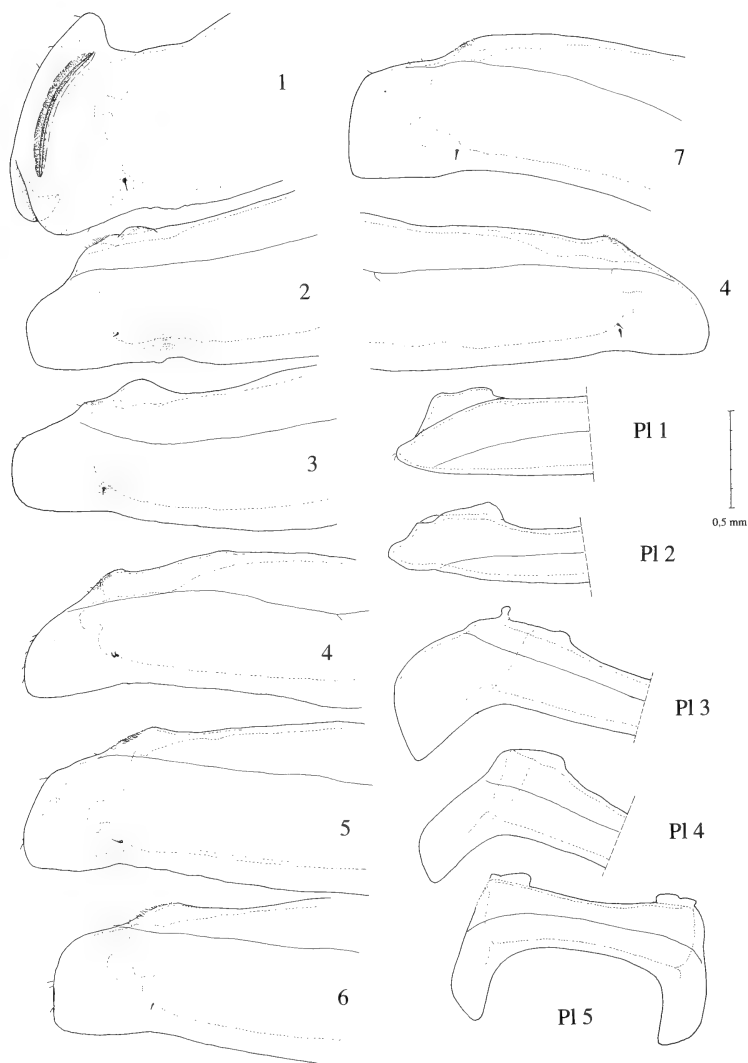


Fig. 2: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), tergites.

Biology

From the scarce information available, the following can be noticed: (1) The new specimens were obtained by canopy fogging from *Carapa grandiflora* trees in rainforests, in one case from a *Teclea nobilis* tree (Rutaceae) in gallery forest. The bark of the trees in the rainforest and to a lesser extent in the gallery forest provides an environment with soil-like condition, due to its epiphytic Bryophyta and the humus

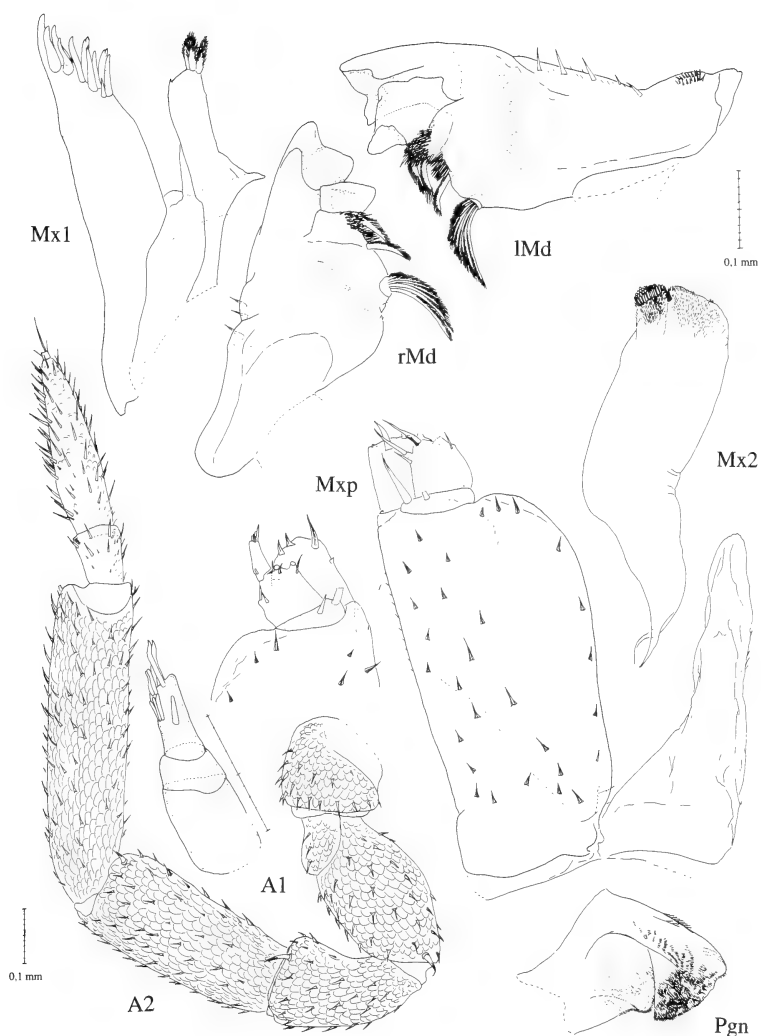


Fig. 3: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), antenna 2 and mouthparts (the scale-bar in the lower left corner refers only to antenna 2); male (2,4 mm wide; SMNS 15515); antenna 1.

held by these. The situation in which the type material was collected is not known. (2) Females with marsupium were found in November and October, but more females did not have a marsupium. (3) One sample contained the remains of one specimen that was killed by a parasitoid fly larva (Diptera, Rhinophoridae), as could be concluded from the presence of an empty puparium inside the isopod exoskeleton.

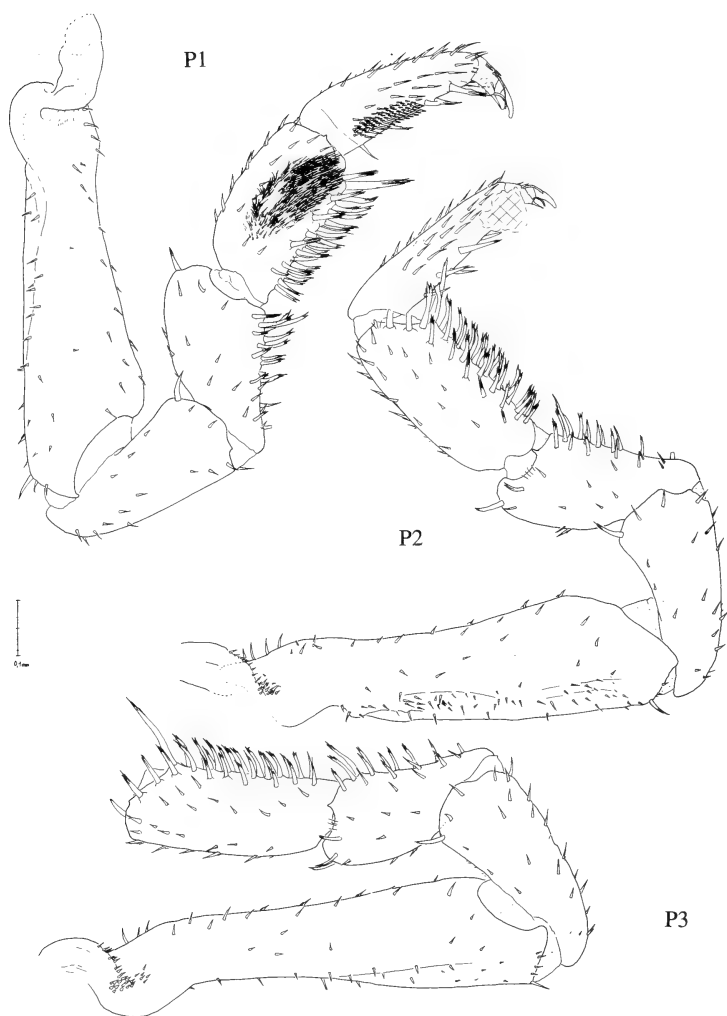


Fig. 4: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), pereopods 1—3, frontal view.

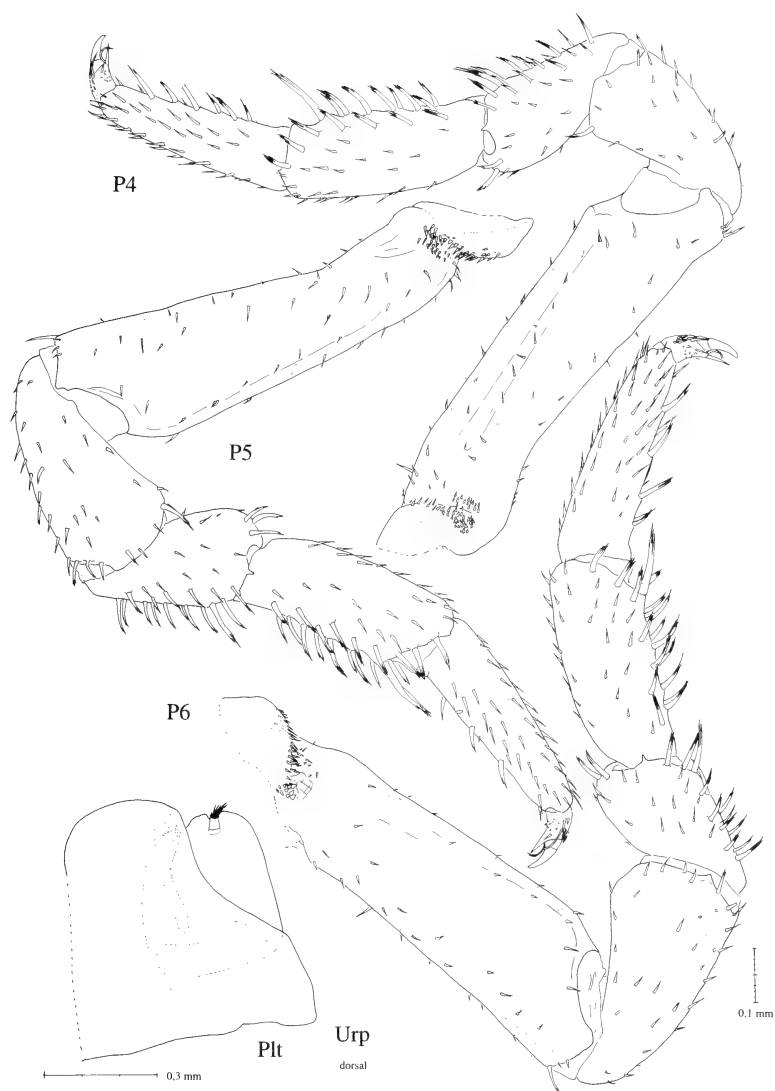


Fig. 5: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), pereiopods 4–6, frontal view, telson and uropod, dorsal.

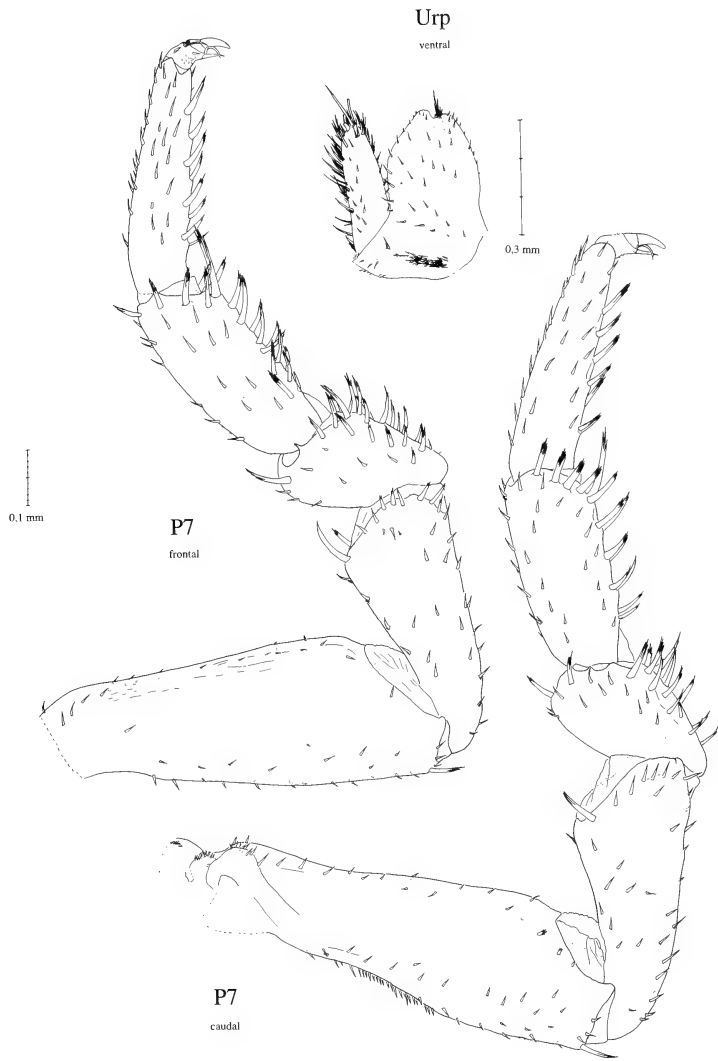


Fig. 6: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), pereiopod 7, frontal and caudal view, uropod, ventral.

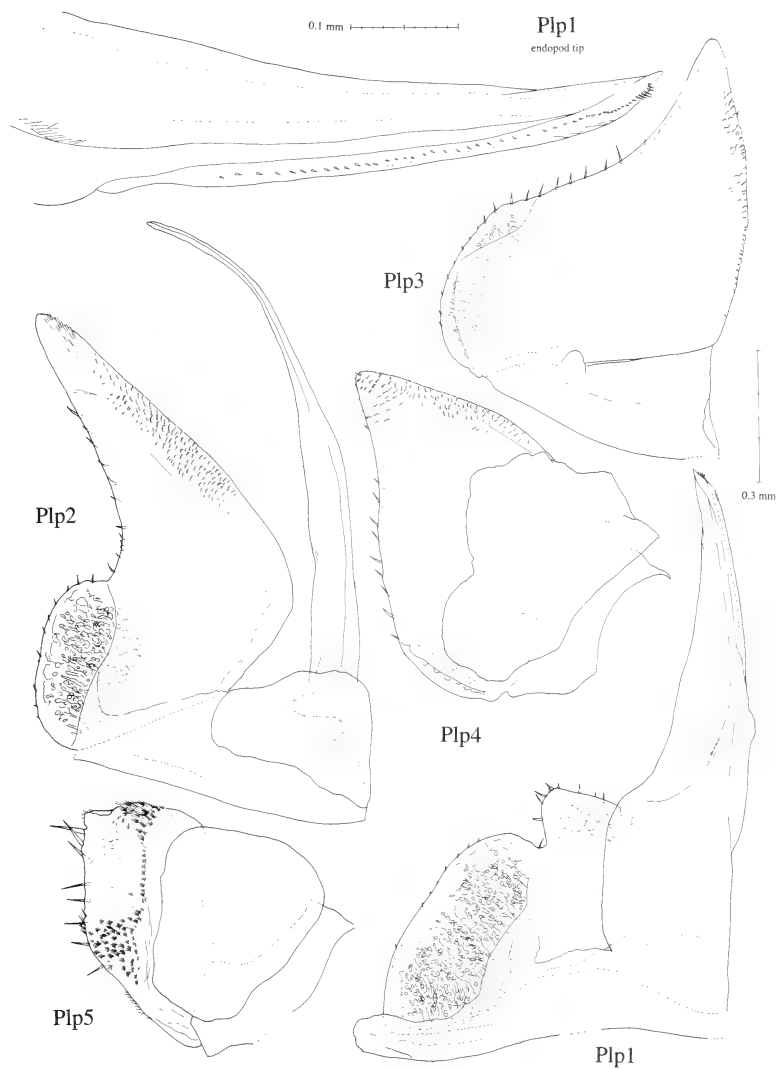


Fig. 7: Male (2,3 mm wide; SMNS 15515), pleopods 1–5, dorsal view.

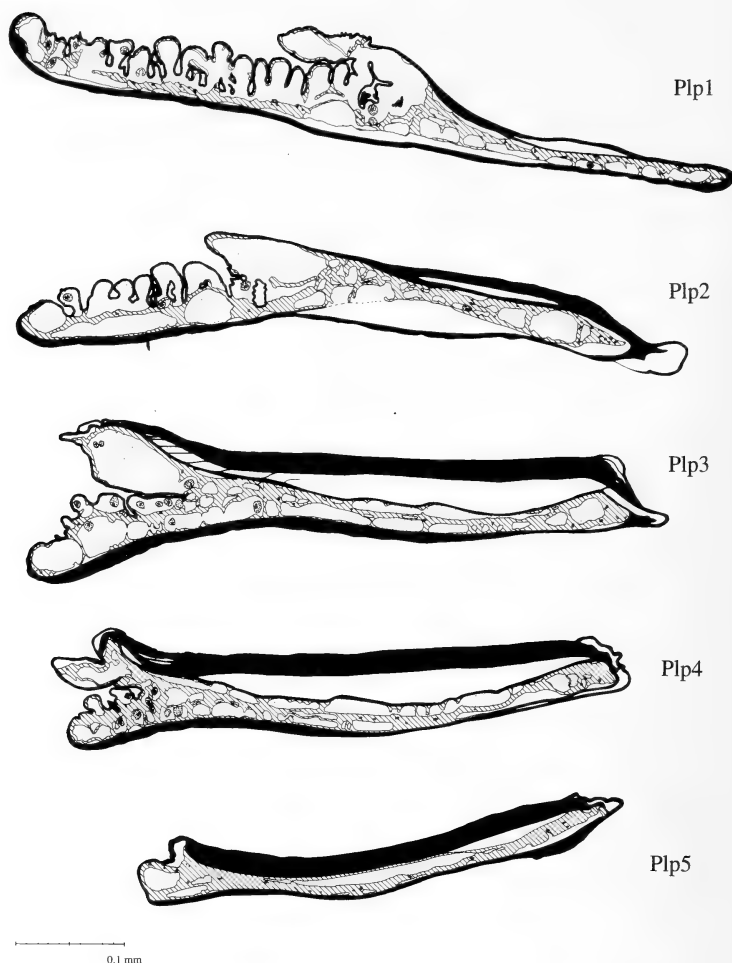


Fig. 8: Male (2,4 mm wide; *87; ZFMK), pleopods 1–5, transverse sections (drawn at a level where the lungs have maximum extension at each exopodite; “transverse” refers to the longitudinal axis of the animal). Black = cuticle; light stippled = hemolymph; dark stippled = hemolymph cells; white = outside medium including air tubules (some gaps caused by fixation are also left white), stippled = tissue.

Affinities

The presence of a sulcus arcuatus on coxal plate 1 and the shape of the uropods indicate that the species described above is included in the Eubelidae. Arcangeli (1950) described the respiratory structures of the pleopod exopodites 1–3 as belonging to the *Trachelipus*-type, or more precisely, as similar to those of *Oniscus*; the exopodites 4 and 5 showed only traces of respiratory structures. Arcangeli (1952) referred to “3 pairs of *Trachelipus*-type respiratory organs” while Ferrara, Paoli &

Taiti (1991) ascribed "5 pairs of *Oniscus*-type lungs" to the same species. Actually the present specimens have '*Trachelipus*-type' lungs on all 5 pairs of pleopod exopodites, the fifth pair vestigial. Within the Eubelidae, they could belong to the genera *Benechinus*, *Gelsana*, *Mesarmadillo* or *Periscyphops*, according to the review of Ferrara, Paoli & Taiti (1991). *Benechinus* can be excluded because of its strongly developed surface sculpture. Of the remaining three genera only *Gelsana* Budde-

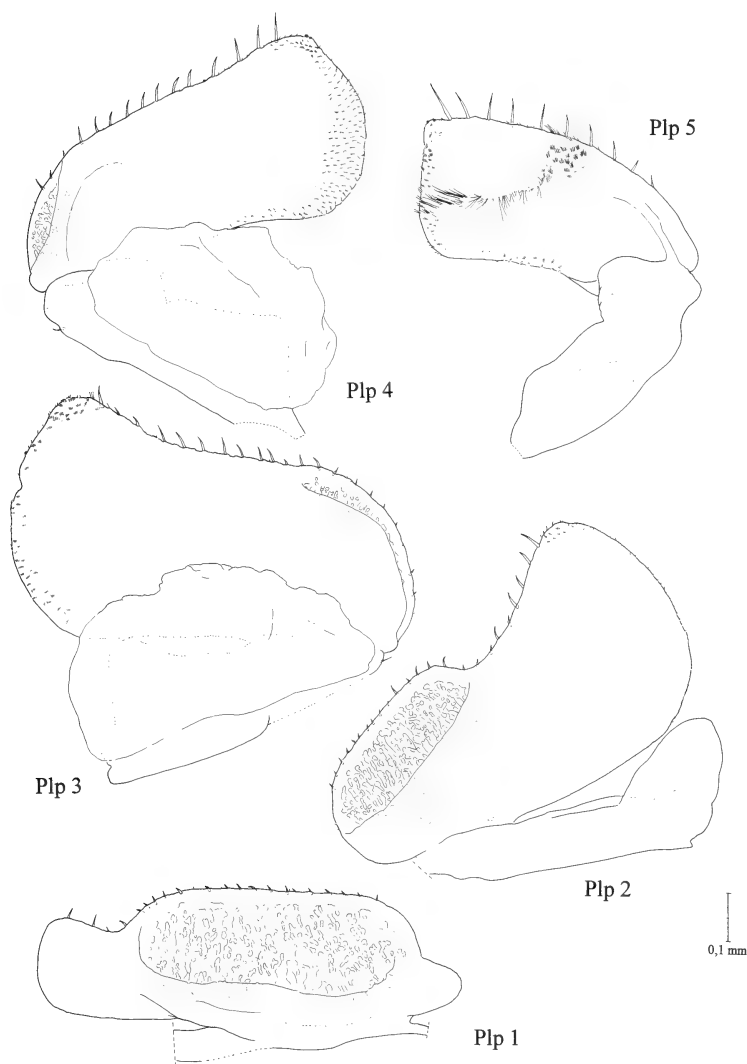


Fig. 9: Female (5,8 x 2,5 mm; *87; ZFMK), pleopods 1–5, dorsal view.

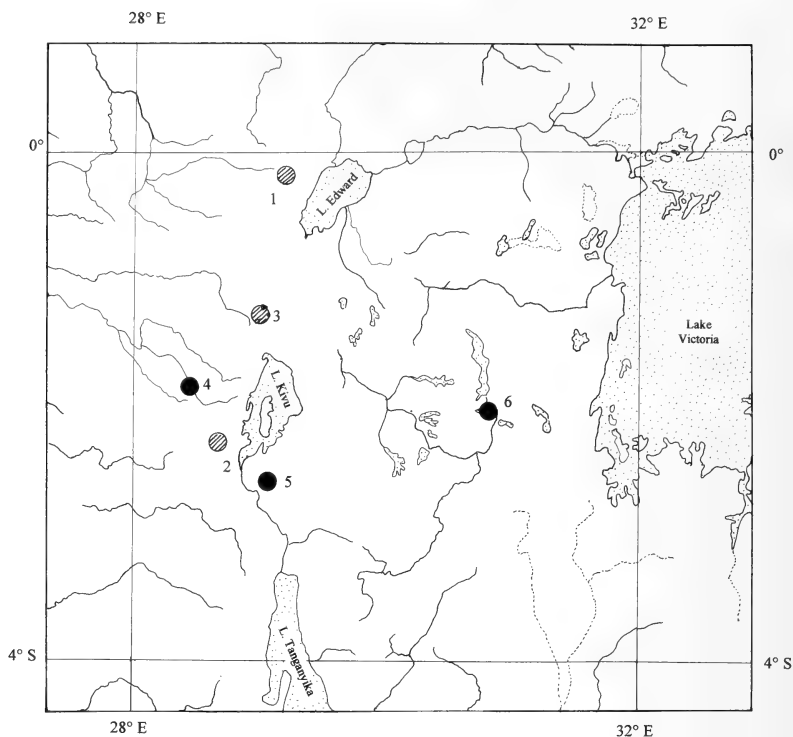


Fig. 10: Known distribution of *Atracheodillo marmorivagus*. — Congo: 1 Lubero, 2 Tshibinda, 3 Lac Mokoto, 4 Irangi; Rwanda: 5 Cyamudongo, 6 Ibanda Makera.

Lund, 1910 has a 2-articulate flagellum of the second antennae, but this is a non-conglobating species. Reexamination of the syntypes of *Gelsana abnormis* Budde-Lund, 1910 further showed that it does not have five pairs of 'Trachelipus-type' lungs. On the exopodite 1 there is a lung that might be partially covered (this cannot be confirmed due to the bad condition of the specimen), on the remaining exopodites only vestiges of respiratory structures are present.

The inner endite of the first maxilla has 3 penicils, which is apomorphic in respect to the groundpattern of the Eubelidae.

One presumptive autapomorphy of the species is the arboricolous life. The only other arboricolous species of the Eubelidae is *Panningillo schultzei* Verhoeff, 1942. The latter is probably more closely related to other genera by the presence of 'Porcellio-type' lungs.

Further on it might be taken into consideration that partly covered respiratory fields or *Trachelipus*-type lungs were present in the groundpattern of Eubelidae.

Acknowledgements

I thank Dr. Thomas Wagner (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), who collected the new specimens. I am also indebted to Dr. Franco Ferrara for information on the specimens of *Atracheodillo marmorivagus*, to Dr. R. Jocqué for the loan of the type specimens kept in the MRAC, and to Prof. J. W. Wägele and Andreas Leistikow for comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Atracheodillo marmorivagus Arcangeli, 1950 aus dem Kongo wird auf der Basis des Typenmaterials und neuer Exemplare aus Ruanda wiederbeschrieben und ein Lectotypus festgelegt.

Literature

- Arcangeli, A. (1950): Isopodi terrestri. — Exploration du Parc National Albert Mission H. Damas (1935–1936) 15: 1–80 + pls 1–121.
- Arcangeli, A. (1952): Le caratteristiche della famiglia Eubelidae. — Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino 3 (4): 61–80.
- Budde-Lund, G. (1910): Isopoda. — In: Sjöstedt B. Y., Ed.: Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Zoologischen Expedition nach dem Kilimanjaro, dem Meru und den umgebenden Massai-Steppen Deutsch-Ostafrikas 1905–1906 unter der Leitung von Y. Sjöstedt. Herausgegeben mit Unterstützung von der Königlichen Schwedischen Akademie der Wissenschaften (Stockholm), 3 (21): 3–20 + 2 pls.
- Ferrara, F., P. Paoli & S. Taiti (1991): Morphology of the pleopodal lungs in the Eubelidae (Crustacea, Oniscidea). — pp. 9–16 in: Biology of Terrestrial Isopods III (Third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopoda 1990), (P. Juchault & J. P. Mocquard, eds.), Université de Poitiers, France.
- Ferrara, F. & H. Schmalfuss (1976): Terrestrial isopods from West Africa. Part 1. Family "Eubelidae" Budde-Lund, 1899. — Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 7: 1–114.
- Ferrara, F. & H. Schmalfuss (1985): Terrestrial Isopods from West Africa. Part 4: Addenda and conclusions. — Monitore zool. ital. (N.S.) Suppl. 20: 55–120.
- Lincoln, R. J. & J. P. Ellis (1974): Catalogue of the types of terrestrial isopods (Oniscoidea) in the collections of the British Museum (Natural History) I. Superfamily Pseudotracheata. — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 27: 189–246.
- Taiti, S., F. Ferrara & H. Schmalfuss (1991): Evolution and biogeography of the family Eubelidae (Crustacea, Oniscidea). — pp. 23–30 in: Biology of Terrestrial Isopods III (Third International Symposium on the Biology of Terrestrial Isopoda 1990), (P. Juchault & J. P. Mocquard, eds.), Université de Poitiers, France.
- Verhoeff, K. W. (1942): Äthiopische Isopoda terrestria des Hamburger Zoologischen Museums II. — Zool. Anz. 140 (5/6): 61–87.

Christian Schmidt, Ruhr-Universität Bochum, Fakultät für Biologie, LS Spezielle Zoologie, Gebäude NDEF 05, D-44780 Bochum, e-mail: Christian.Schmidt-2@ruhr-uni-bochum.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 367–382	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	------------	---------------------

Leben und Werk von Martin Eisentraut (1902–1994)

Wolfgang Böhme & Rainer Hutterer

Am 5. Juli 1994 verstarb Professor Dr. Martin Eisentraut, wenige Monate vor Vollendung seines 92. Lebensjahres. Mehrere Spezialdisziplinen der deutschen Zoologie verloren mit ihm einen prominenten Vertreter: die Herpetologie und Theriologie ebenso wie die Winterschlafphysiologie und die taxonomisch-zoogeographisch ausgerichtete Afrikaforschung, um nur die wichtigsten zu nennen (Abb. 1).

Bei seinem hohen Alter und seinem umfangreichen wissenschaftlichen Oeuvre von rund 240 Publikationen (Anhang III) verwundert es nicht, daß ihm bereits zu Lebzeiten zahlreiche Ehrungen zuteil wurden, die bereits aus Anlaß markanter Geburtstagsjubiläen als Laudationes veröffentlicht wurden (Wolf 1963, 1973, Roer 1967, 1972, 1992, Böhme 1977, 1982, 1984, Hutterer 1992). Auch Nachrufe, die Teilaspekte seines Lebens und Schaffens würdigen, liegen bereits vor (Böhme 1994, Schmitt 1995, Dieterlen 1995, Hutterer 1997a). Wir wollen daher hier den Versuch unternehmen, Leben und Werk des Verstorbenen im Zusammenhang darzustellen und in einem Anhang das publizierte Oeuvre in größtmöglicher Vollständigkeit zu dokumentieren. Sehr hilfreich waren dabei die zahlreichen Seiten, die Eisentraut vor allem in seinen letzten Lebensjahren mit autobiographischen Angaben gefüllt hat (Schriftenverz. 1991a, sowie unveröff. Nachlaß).

Am 21. Oktober 1902 wurde Martin Bruno Eisentraut als zweites von drei Kindern des Pfarrers Johannes Eisentraut (3. XII. 1867–21. XI. 1947) und seiner Frau Anna, geb. Bischoff (4. IV. 1866–27. I. 1946) in Groß-Töpfer (Kreis Heiligenstadt, Provinz Sachsen) geboren, in „eine glückliche Jugendzeit . . . , als Dorfjunge in einer schönen, ländlichen Umgebung. Der Vater war streng, aber gerecht, die Mutter überaus liebevoll und gütig, interessiert an allem Schönen in der Natur und bestrebt, uns Kindern die Pflanzen- und Tierwelt näherzubringen“ (1991a: 4). Die Schulzeit empfand er überwiegend als Zwang, da sie ihm nach seiner Meinung zu wenig Zeit für seine naturkundlichen Interessen ließ. Diese waren besonders von seiner Mutter stark gefördert worden und führten u. a. dazu, daß er sich schon als Schüler das sachkundige Präparieren von Vögeln und Säugetieren aneignete bzw. lehren ließ. Auch eine Vogelei-Sammlung legte er sich damals zu.

Nach dem Abitur 1921, nach neunjähriger Gymnasialzeit auf der altherwürdigen Latina der Franckeschen Stiftungen zu Halle (schon drei Brüder seiner Mutter hatten dort die Gymnasialzeit verbracht) erfolgte dann am 29. Oktober 1921 die feierliche Immatrikulation an der Hallenser Universität. Quasi als Kompromiß zwischen dem Wunsch des Vaters, er solle Theologie studieren und Zoologie sei überhaupt eine besonders brotlose Kunst, belegte er im 1. Semester Chemie, Physik und im 2. Nebenfach Philosophie. Doch bereits im zweiten Semester wechselte er zum Fach seiner Neigung, der Zoologie, nahm Botanik hinzu und ließ, als bald darauf die Biologie aus der Philosophischen in eine neu geschaffene Naturwissenschaftliche Fakultät überstellt wurde, von der Philosophie zugunsten der Geologie ab. „Das war eine gute Entscheidung, die ich nie bedauert habe“ (1991a: 52). Bereits im 5. Semester begann Eisentraut, unter Anleitung von Prof. Valentin Haecker, an seiner Doktorarbeit über Heuschrecken-Chromosomen zu arbeiten, die er im Wintersemester 1924/25 abschloß (Abb. 2). Im Sommersemester 1925 wurde er dann „magna cum laude“ nach nur acht Semestern Studiendauer promoviert.

Während seine Gymnasialzeit durch den Ersten Weltkrieg überschattet wurde, verlebte er eine glückliche Studienzeit, der sich — trotz aller durch Nachkriegszeit und Inflation bedingten Probleme — auch ein glücklicher Start ins Berufsleben anschloß. Durch Vermittlung des zwei Jahre vor ihm bei Prof. Haecker in Halle promovierten Bernhard Rensch, der am Zoologischen Museum Berlin Assistent war, konnte er an diesem größten deutschen naturkundlichen Museum zunächst als unbezahlter Volontär-Assistent eintreten. Bereits nach einem hal-

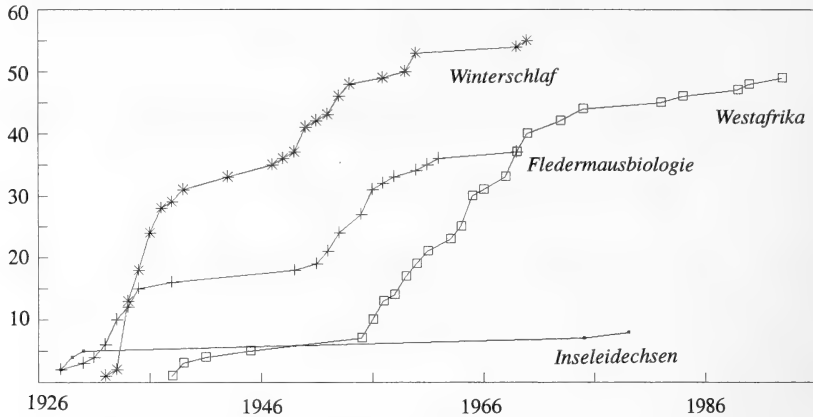


Abb. 1: Kumulative Anzahlen an Publikationen Martin Eisentrauts zu seinen vier Themen-schwerpunkten von 1928 bis 1993.



Abb. 2: Martin Eisentraut im Alter von 22 Jahren im Zoologischen Institut der Universität Halle (Foto: Archiv Museum Koenig).

ben Jahr wurde er auf eine freierwerdende Stelle zunächst als Assistent, dann als Kustos übernommen. Sein eigener Kommentar hierzu: „In damaliger Zeit war es geradezu ein Glücksfall, die richtige und geeignete Stelle zu finden“ (1991a: 56), mag jedem heutigen Universitätsabsolventen aktueller denn je erscheinen!

Es folgten nun einige entscheidende und für mehrere Aspekte seines künftigen Lebens und Schaffens prägende Jahre. Zunächst beauftragte ihn sein Direktor Prof. Carl Zimmer mit der Aufgabe, Teile der völlig veralteten Berliner Schausammlung neu zu gestalten, weg von systematischer Aneinanderreihung von Tierpräparaten hin zur Behandlung der Lebensweisen: Lokomotion, Ernährung, Fortpflanzung und Staatenbildung waren die aktuellen Themen. Diese grundsätzliche Beschäftigung mit Ausstellungswesen und Museumsdidaktik beschäf-

tigte ihn später weiterhin, und die Schausammlung des ab 1957 von ihm geleiteten Museum Koenig bot ihm ein reiches Betätigungsfeld, die in Berlin konzipierten Ideen auch hier umzusetzen. Sogar das lebende Bienenvolk, das wir seit vielen Jahren den Besuchern in Bonn zeigen, hatte ein Vorbild aus jenen Jahren in Berlin.

Doch die Arbeiten an der Berliner Ausstellungsgestaltung hatten auch Weiterungen für die spätere wissenschaftliche Arbeit. Für den Biologischen Saal sollten Hamsterbaue präpariert werden, und das Ausgraben und die Lebendhaltung der Hamster führte ihn erstmals zur Winterschlafproblematik, die dann, vor allem im Bereich der Fledermäuse, zu einem konstanten Schwerpunkt seiner Forschungstätigkeit wurde. Ausgangspunkt seiner besonderen Beziehung zur Ornithologie war — natürlich neben den ursprünglichen Schüler- und Studenteninteressen — wieder die Ausgestaltung des neuen Berliner Vogelsaals in jener Zeit. Doch rückten Vögel nie in das Zentrum seiner Arbeit. Heute scheint genügend Zeit vergangen, um den Grund dafür zu nennen. Eisentraut bekannte später uns gegenüber, daß er durch ein besonders schwieriges Verhältnis zu Erwin Stresemann davon abgehalten worden sei, in erster Linie ornithologisch zu arbeiten. Zugute kam dies der Fledermausforschung, der er sich statt dessen widmete, und die er bis in die jüngere Zeit entscheidend beeinflusst hat. Hier muß die Pionierleistung Eisentrauts hervorgehoben werden, der 1932 die Beringung von Fledermäusen als wissenschaftliche Methode zur Erforschung ihrer Wanderungen erstmals in Europa einführte und zugleich eine deutsche Beringungszentrale gründete, die heute noch im Museum Koenig angesiedelt ist (Hutterer 1997b).

Das herpetologische Arbeitsfeld dagegen entstand recht spontan, ausgelöst durch zwei 1928 bzw. 1930 durchgeführte Reisen auf die Balearen und Pityusen. Auch den Columbrenen stattete er 1930 einen Besuch ab. Als Ergebnis dieser Reisen beteiligte er sich auch an der Neubeschreibung der damals wissenschaftlich aktuellen „Inselrassen“ und trat hier auch durchaus in den Prioritätswettlauf mit Herpetologen wie Lorenz Müller in München oder Otto Wettstein von Westersheim in Wien ein. Einige dieser von ihm beschriebenen Taxa gelten auch



Abb. 3: Martin Eisentraut und seine Frau Johanna Rißmann 1930 vor ihrem Haus in Villa Montes, Bolivien (Foto: Archiv Museum Koenig).

unter heutigen, modernen Gesichtspunkten als valide Unterarten. Doch erschöpfte er sich keineswegs in der Mikro-Taxonomie, sondern erforschte auch die Kausalität morphologischer Unterschiede, vor allem des Inselelmanismus, durch Translokationsversuche und physiologische Betrachtungen. Kulmination war das heute klassische Buch „Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution“ (1950d).

Ebenso spontan begann sein Verhältnis zu Südamerika. Auf Ibiza erreichte ihn die Einladung zu einer Reise in den Chaco Boliviens. Doch in die Zeit der Vorbereitungen fiel auch die Hochzeit mit der Tochter seiner Hermsdorfer Wirtsleute, Johanna Reißmann, mit der er sich 1929 verlobt hatte, und die er am 5. Mai 1930 heiratete: mit dem Vorsatz, sie nach Südamerika nachkommen zu lassen. Dies wurde in die Tat umgesetzt, und Johanna Eisentraut reiste per Schiff nach Buenos Aires, von dort mit dem Zug an die bolivianische Grenze (Abb. 3), wo ihr Mann sie zu Pferde für den Rest der Reise in Empfang nahm! Die Chaco-Reise war wissenschaftlich fruchtbar und wirkte ebenfalls in die jüngere Zeit fort: 1977 fuhr Martin Eisentraut mit seiner Tochter Hannelore Vaassen noch einmal in dieses Gebiet, um für sein populäres Buch „Im Land der Chaco-Indianer“ (1983) einen Vergleich aus neuerer Sicht, nach 47 Jahren, ziehen zu können. Außerdem trieb ihn ungebrochener Entdeckungsdrang zu dieser zweiten Chaco-Reise: 1930 hatte ihm der Bolivien-Deutsche Carl Berkhan berichtet, daß im Chaco vier Pekari-Arten lebten; nur zwei davon waren aber der Wissenschaft bekannt. Die dritte Art konnte Eisentraut einmal selbst sehen, aber nicht erlegen, und es sollte bis 1975 dauern, bis dieses als pleistozänes Fossil bereits bekannte Nabelschwein von amerikanischen Forschern lebend in Paraguay entdeckt wurde. Er hatte die Genugtuung, es durch seine zweite Reise erstmals für Bolivien nachweisen zu können (1986b). Außerdem konnte er ein Exemplar für das Museum Koenig beschaffen, das als Schaupräparat in Europa Seltenheitswert besitzt. Doch da Herr Berkhan ja hinsichtlich der dritten von ihm schon 1930 erwähnten Pekari-Art richtig lag, glaubte Eisentraut auch stets an die Existenz einer bis heute unbelegten vierten Pekari-Form. Seine damalige Gastgeberin in Villa Montes, Hilde Wagner, traf sich später noch einmal mit ihm, wobei er ihr wieder Instruktionen zur Sicherstellung eines Belegexemplares mit auf den Weg gab. Wir schildern das so ausführlich, weil es seine Begeisterungsfähigkeit für die Zoologie bis ins hohe Alter demonstriert.

Zurück in die 30er Jahre. Ende 1933 bezog das junge Paar ein neu errichtetes, geräumiges Haus in Berlin-Hermsdorf, dicht neben dem der Schwiegereltern. „Daß ein Kinderzimmer vorhanden war, sollte bald seine Berechtigung zeigen: Am 23. April 1934 wurde zu unserer großen Freude eine Tochter geboren, unsere Hannelore, deren Betreuung nun die Mutter ganz in Anspruch nahm“ (1991a: 87).

1938 unternahm Martin Eisentraut seine erste Reise nach Kamerun, um das an heimischen Fledermäusen erforschte Lethargieverhalten auch an tropischen Formen untersuchen zu können. Auf Kamerun fiel die Wahl zum einen, weil man damals mit einem Bananendampfer von Hamburg aus für 550 Mark hin und zurück fahren konnte, zum andern, weil viele nach der deutschen Kolonialzeit vertriebene deutsche Pflanzler in den 20er Jahren ihren Besitz zurückkaufen konnten, also mit logistischer Unterstützung Deutscher zu rechnen war. Als prägend erwies sich die Besteigung des Großen Kamerunberges und die erste Bekanntschaft mit seiner montanen Fauna. Doch die Absicht, bald eine längere Kamerunreise zu unternehmen, wurde durch die sich überstürzenden politischen Ereignisse in Deutschland vereitelt. Noch Ende 1938 erfolgte die Einberufung, und im September 1939 wurde er nach Polen beordert. Den Feldzug erlebte er hinter der Front, und im Juni 1941 wurde er als Militär-Hygieniker nach Berlin versetzt. Dabei mußte er sich als Biologe vornehmlich der Seuchen- und Schädlingbekämpfung widmen. Diese Funktion brachte ihn in besetzte Gebiete in der Ukraine und in Frankreich, wo er u. a. künftige Führerhauptquartiere parasitenfrei machen sollte.

Prägend waren für ihn die Ereignisse um das mißglückte Attentat auf Hitler am 20. Juli 1944 sowie die Bombenangriffe auf Berlin. Als nach vielen Monaten der Zerstörung, die auch auf Hermsdorf übergriffen und sein Haus beschädigten, die ersten russischen Soldaten an seiner Gartentür erschienen, kam er mit seiner Familie ungeschoren davon. „Trotz der noch immer herrschenden Unsicherheit war man doch froh, daß das Morden nun ein Ende genommen hatte, aber auch, daß die unselige Nazizeit vorbei war“. Nicht unerwähnt bleiben darf hier, welchen Anteil Martin Eisentraut am Schicksal seines Kollegen am Berliner Museum, Prof. Dr. Walther Arndt, nahm, dem seine offen ausgesprochene Meinung und seine Gerad-



Abb. 4: Am 4. Oktober 1950 mit Prof. Alfred Kästner in Eisentrauts Arbeitszimmer im Zoologischen Museum Berlin (Foto: Archiv Museum Koenig).

linigkeit zum Verhängnis wurden. Von einer Jugendfreundin und einem Zoologen im Oberscharführerrang denunziert, wurde er 1944 wegen „Defätismus“ zum Tode verurteilt und hingerichtet. Eisentraut (1986b) schrieb später eine bewegende Biographie über seinen geschätzten Kollegen.

Während nach Kriegsende das Alltagsleben in Berlin sich langsam wieder normalisierte und auch die Wiedereinrichtung und Wiedereröffnung des Zoologischen Museums begann, ereilten Martin Eisentraut familiäre Schicksalsschläge. Im Abstand von 3 Jahren starben zuerst seine Mutter, dann der Vater und schließlich auch seine Schwester. Besonders traf ihn der Verlust der Mutter, und durch ein ihr gewidmetes, in seinen „Erinnerungen“ abgedrucktes Gedicht manifestiert sich eine wenig bekannte und auch nach außen wenig gezeigte Seite Martin Eisentrauts. Ein Bändchen mit Erzählungen und Gedichten veröffentlichte er 1984 unter einem Pseudonym.

Ein Umstand beschwerte Leben und Arbeit Eisentrauts in Berlin beträchtlich: das Museum lag nun im Ostteil, das Hermsdorfer Haus aber im Westen der Stadt. Alle Unkosten — in Westmark — mußten vom Ostsalär bestritten werden, was wirtschaftlich kaum durchzuhalten war. Er nahm daher das Angebot, am Stuttgarter Naturkundemuseum eine Stelle als Säugetierkundler anzutreten, an und verließ schweren Herzens Berlin (Abb. 4). Wie sich herausstellte, ein weiser Entschluß, denn nach dem Mauerbau 1961 verloren alle Westberliner, die noch am Museum in der Invalidenstraße angestellt waren, fristlos ihren Arbeitsplatz.

Von Stuttgart aus konnte Eisentraut endlich wieder an die 1938 so jäh unterbrochene Kamerunforschung denken. Es gelang ihm, die nötigen Geldmittel einzuwerben, so daß er am 3. Dezember 1953 per Schiff von Hamburg abermals nach Kamerun aufbrechen konnte, wo er am 7. Januar 1954 eintraf. Das als Zielregion ausgewählte Westkamerun war britisches Mandatsgebiet, und Eisentraut und sein Berliner Begleiter Dr. Steinbach waren die ersten Deutschen, denen nach dem Krieg von der englischen Verwaltung wieder die Einreise erlaubt wurde. Großes Thema war jetzt die Untersuchung der Wirbeltierfauna des Kamerunberges in Abhängigkeit von den verschiedenen Höhenstufen. Dieser ertragreichen Reise sollte 1957 eine zweite folgen, deren Antritt aber durch ein entscheidendes Ereignis verschoben wurde: Der Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Bonn, Prof. Rolf Danciel, fragte nämlich brieflich an, ob Eisentraut bereit sei, die vakante Direktorenstelle des Bonner Museums Alexander Koenig zu übernehmen! Die Verhandlungen mit dem Düsseldorfer Ministerium fielen also nicht nur mitten in die Reisevorbereitungen, sie hatten auch direkt mit der Reise zu tun,



Abb. 5: Expedition am Kamerunberg bei Mueli (Foto: W. Hartwig).

da Eisentraut nun neben dem Stuttgarter Präparator Knorr auch einen Bonner Präparator mitnehmen wollte. Also wurde der erst relativ kurz zuvor aus Gera nach Bonn übersiedelte Wolfgang Hartwig sein 2. Reisebegleiter — ein außerordentlich treuer und langjähriger, wie sich später zeigte.

Das folgende Jahrzehnt war geprägt durch weitere Forschungsreisen, die auch die Insel Fernando Poo (heute Bioko) und das Westkameruner Bergland einbezogen. Diese Reisen trugen noch den Stempel echter Exkursionen im Wortsinn: tagelange Fußmärsche mit Trägerkolonnen Einheimischer führten in Gebiete, wo noch kaum oder gar nicht zoologisch gesammelt worden war (Abb. 5). Entsprechend groß war die Zahl von Neufunden. Wissenschaftlich waren diese Expeditionen außerordentlich fruchtbar (Abb. 6), und ihre in zahlreichen Einzelarbeiten niedergelegten Ergebnisse wurden in zwei großen und bereits klassischen Werken zusammengefaßt: „Die Wirbeltiere des Kamerungebirges“ (1963a) und „Die Wirbeltiere von Westkamerun und Fernando Poo“ (1973a).

Am Ende des Jahrzehnts, 1969, trat Martin Eisentraut in den verdienten Ruhestand. Doch sollte dies für ihn nur eine vorübergehende Pause in der administrativen Arbeit der Institutsleitung bedeuten — in der wissenschaftlichen Arbeit gönnte er sich ohnehin keine. Aufgrund interner Spannungen zwischen Teilen der Belegschaft und seinem Nachfolger war dieser nämlich 1971 suspendiert worden, und Eisentraut folgte der Bitte des Ministeriums, das Institut und Museum weiterhin kommissarisch zu leiten. Nicht zuletzt wegen dieser vorbildlich gelösten, schwierigen Aufgabe verlieh ihm anlässlich seines 70. Geburtstages (1972) der damalige Wissenschaftsminister und spätere Ministerpräsident des Landes Nordrhein-Westfalen, Johannes Rau, im Auftrag des Bundespräsidenten den Verdienstorden der Bundesrepublik Deutschland. Im selben Jahr ehrte ihn auch die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde: Auf ihrer Jahreshauptversammlung in Köln 1972 wurde Martin Eisentraut zum Ehrenmitglied ernannt. Dies bedeutete ihm noch mehr als der Verdienstorden.

Als Siebzigjähriger brach er im Frühjahr 1973 noch einmal nach Kamerun auf, um auch den trockenen Norden des Landes mit dem Gebirgsplateau von Adamaoua, der Bénoué-Ebene und den Sahelbereichen südlich des Tschadsees kennenzulernen. Auf dieser Reise hatte einer



Abb. 6: Eisentraut im Gespräch mit Prof. Henri Heim de Balsac, dem berühmten Spezialisten für afrikanische Spitzmäuse, der auch die Sammlungen Eisentrauts bearbeitete. Aufnahme von H. Vaassen 1967 auf Heim de Balsacs I andsitz in Nordfrankreich.



Abb. 7: Martin Eisentraut um 1970 in seinem Arbeitszimmer in Bonn mit seinen beiden handzahmen Zwerggalagos (*Galagoides thomasi*) (Foto: H. Dischner).

von uns (W. B.) das Glück, ihn begleiten zu dürfen und so nicht nur von einem erfahrenen Tropenforscher geprägt zu werden, sondern auch — gerade unter Exkursionsbedingungen — eine enge menschliche Beziehung zu ihm entwickeln zu können. Daß diese gemeinsame Reise nach Kamerun Eisentrauts letzte und Böhmes erste in dieses Land war, mag die Kontinuität symbolisieren, die die Erforschung der Wirbeltiere Afrikas am Museum Koenig auch heute prägt und weiter prägen wird.

Mit 75 Jahren trat Martin Eisentraut 1977 endgültig in den Ruhestand, der auch jetzt nicht viel an seinen wissenschaftlichen Aktivitäten minderte. Er begann, seine Afrika-Reisen erzählerisch für eine breite Leserschaft aufzuarbeiten („Im Schatten des Mongo-ma-loba“, 1982) und plante dasselbe für seine 1930/31er Chaco-Expedition. Als aktueller Bezug diente ihm seine bereits erwähnte Reise nach Bolivien im Jahr 1977.

1981 verstarb Johanna Eisentraut, die jahrelang von ihrem Mann und deren Haushilfe Ilse Gundermann intensiv gepflegt worden war. Frau Gundermann blieb im Haushalt und versorgte ihren Professor noch 13 Jahre lang. Diese Jahre waren weiter geprägt von unermüdlicher Aktivität, auch von Forscher- und Experimentiergeist, z. B. dem Versuch, ein mechanisches Flughundmodell zu bauen, doch nahmen Werke breiteren Raum ein, die Rückschau hielten und Bilanz zogen. In diesen Jahren erschienen die Bändchen „Herbstlaub“ (mit Lyrik und Erzählungen, 1984d), „Wir reichen uns die Hände“ (ein zeitkritischer Rück- und Ausblick, 1988) und schließlich die „Erinnerungen“ (1991a), die den Untertitel „Eine Familiengeschichte im Rahmen des Zeitgeschehens“ tragen. Sein letztes Werk ist ein Büchlein („Die Biotope westafrikanischer Vogelarten und deren Rufe und Gesänge“, 1993), das seinem Lieblingsland Kamerun und seinen Lieblingstieren aus den naturkundlichen Anfangsinteressen seiner Schülerzeit, den Vögeln, gewidmet ist. Es schließt einen Kreis und beschließt ein Werk, das wissenschaftlich äußerst reichhaltig ist und auf die kommende Generation fortwirken wird. Sein Leben, an Jahren reich gesegnet, darf man trotz der miterlebten dunkelsten Zeitläufe und trotz manchen persönlichen Schicksalsschläges als insgesamt glücklich bezeichnen. Glückliche durch beruflichen Erfolg, wissenschaftliche Anerkennung und Ehrung, ein stets glückliches Familienleben, das ihn sogar noch Urenkel freudig heranwachsen sehen ließ, glücklich aber auch durch das Umsorgtsein in seiner Wohnung dicht am Museum, im selben Park gelegen. Dem Museum Koenig und uns ist die Bewahrung seines Werkes und die dankbare Erinnerung an sein Leben eine hohe Verpflichtung.

Anhang I: Nach M. Eisentraut benannte Tierformen

Mammalia

Pipistrellus eisentrauti Hill, 1968 (Bonn. zool. Beitr. 19: 45)

Crocidura eisentrauti Heim de Balsac, 1957 (Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. Tiere 85: 616)

Myosorex eisentrauti Heim de Balsac, 1968 (Bonn. zool. Beitr. 19: 20)

Colomys goslingi eisentrauti Dieterlen, 1982 (Bonn. zool. Beitr. 33: 89)

Hybomys eisentrauti Van der Straeten & Hutterer, 1986 (Mammalia 50: 36)

Lophuromys sikapusi eisentrauti Dieterlen, 1979 (Bonn. zool. Beitr. 29: 296) (= *Lophuromys eisentrauti*)

Aves

Krimhilda nonnula eisentrauti Wolters, 1964 (J. Orn. 105: 335)

Melignomon eisentrauti Louette, 1981 (Rev. Zool. afr. 95: 131)

Reptilia

Chamaeleo eisentrauti Mertens, 1968 (Bonn. zool. Beitr. 19: 70)

Gallotia galloti eisentrauti Bischoff, 1982 (Bonn. zool. Beitr. 33: 371)

Pisces

Tilapia eisentrauti Trewavas, 1962 (Bonn. zool. Beitr. 13: 168) (= *Konia eisentrauti*)

Coleoptera

Obereopsis eisentrauti Breuning, 1964 (Bull. Soc. ent. Mulhouse, Nov./Dec.: 100)

Paussus eisentrauti Nagel, 1982 (Bonn. zool. Beitr. 33: 400)

Diptera

Eisentrautius ibizanus Enderlein, 1935 (Mitt. D. ent. Ges. 6: 46)

Neopachygaster eisentrauti Lindner, 1972 (Stuttg. Beitr. Naturkde 239: 5)

Mallophaga

Myrsidea eisentrauti Klockenhoff, 1982 (Bonn. zool. Beitr. 33: 407)

Orthoptera

Glyptobothrus eisentrauti Ramme, 1931 (Mitt. Zool. Mus. Berlin 17: 190) (= *Chorthippus eisentrauti*)

Odonata

Chlorocnemis eisentrauti Pinhey, 1974 (Bonn. zool. Beitr. 25: 188)

Amphipoda

Gammarus (Echinogammarus) eisentrauti Schellenberg, 1937 (Zool. Anz. 117: 272) (= *Echinogammarus eisentrauti*)

Anhang II: Zitierte Schriften über Leben und Werk Martin Eisentrauts

Anonymus (1977): Professor Dr. Martin Eisentraut vollendete ... — Museumskunde 42: 155.

Böhme, W. (1977): Martin Eisentraut 75 Jahre. — Salamandra 13: 57–59.

Böhme, W. (1982): Zum achtzigsten Geburtstage von Prof. Dr. Martin Eisentraut. — Bonn. zool. Beitr. 33: 113–117.

Böhme, W. (1984): Martin Eisentraut — philosopher, scientist and explorer: a tribute. — Bat Res. News 25: 13–14.

Böhme, W. (1994): In memoriam Prof. Dr. Martin Eisentraut (1902–1994) — lacertidenkundliche Aspekte seines zoologischen Werkes. — Die Eidechse 5(13): 1–3.

Dieterlen, F. (1995): Martin Eisentraut. — Jh. Ges. Naturkd. Württemberg 151: 507–515.

Hutterer, R. (1992): Über Wirbeltiere Kameruns und seiner Nachbargebiete: Beiträge zu Ehren von Martin Eisentraut. — Bonn. zool. Beitr. 43: 353–354.

Hutterer, R. (1997a): Obituary: Martin Eisentraut, 1902–1994. — Afr. Small Mammal Newsl. 17: 6.

Hutterer, R. (1997b): Martin Eisentraut: Die Beringung von Fledermäusen als wissenschaftliche Methode. — pp. 44–45 in: C. von Campenhausen, Hrsg., Andenken Zoologischer Vergangenheit. Katalog zur Ausstellung im Naturhistorischen Museum Mainz. Mainz, 112 pp.

Roer, H. (1967): Prof. Dr. Martin Eisentraut 65 Jahre. — Myotis 5: 3–4.

Roer, H. (1972): Prof. Dr. Martin Eisentraut 70 Jahre. — Myotis 10: 3.

Roer, H. (1992): Prof. Dr. Martin Eisentraut 90 Jahre. — Myotis 30: 5.

Schmitt, M. (1995): Martin Eisentraut (1902–1994) — in memoriam. — Sber. Ges. naturf. Fr. Berlin N. F. 34: 191–195.

Wolf, H. (1963): Martin Eisentraut 60 Jahre. — Säugetierkundl. Mitt. 11: 27–28.

Wolf, H. (1973): Martin Eisentraut 70 Jahre. — Säugetierkundl. Mitt. 21: 84–86.

Anhang III: Veröffentlichungen von Martin Eisentraut

1924. Der Vogelflug und seine anatomische Grundlage. — Der Naturfreund 1(7): 172–174.

1924. Ein merkwürdiger Fall der Brutpflege bei den Großfüßern (Megapodidae). — Der Naturfreund 1(11): 315–316.

1925. Über das Vorkommen von Überkreuzungsfiguren außerhalb der Diakinese. — Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 38: 321–323. [M. Eisentraut & V. Haecker]

1926. 1. Bericht über die 75. Jahrfeier der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft. — Zool. Anz. 65: 61–62.
1926. Die spermatogonialen Teilungen bei Acridiern mit besonderer Berücksichtigung der Überkreuzungsfiguren. — Z. wiss. Zool. 127: 141–183.
1926. Über das Auftreten von Chromosomenbläschen in den Reifeteilungen einiger Acridier. — Z. wiss. Zool. 128: 253–266.
1926. Das geographische Prinzip in der Systematik der Ascidien. — Zool. Anz. 66: 171–179.
1926. Die Farbe der Vogelfedern. — Unsere Welt 18(7): 197–200.
1927. Experimentelle Untersuchungen über den Geschmackssinn der Reptilien. — Z. vergl. Physiol. 5: 607–612. [M. Eisentraut & B. Rensch]
1927. Beitrag zur Frage der Farbanpassung der Orthopteren an die Färbung der Umgebung. I. Die Farbvariationen von *Oedipoda coerulescens* und ihre Beziehungen zur Bodenfarbe. — Z. Morph. Ökol. Tiere 7: 609–642.
1928. Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). — Z. Säugetierk. 3: 172–208.
1928. Beobachtungen über den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 17. 04. 1928: 81–83.
1928. Vorläufige Diagnosen einiger neuer Rassen der balearischen Inseleidechse *Lacerta lilfordii* Gthr. — Das Aquarium: 121–124.
1928. Weitere neue Rassen der balearischen Inseleidechse *Lacerta lilfordii* Gthr. — Mitt. Zool. Mus. Berl. 14: 465–468.
1929. Tiervariation auf Inseln. — Aus der Tierwelt 3: 15–19.
1929. Drachen der Jetztzeit. — Daheim 51.
1929. Seltsame Säugetiere in Südamerika. — Der Bergfried, Nr. 50.
1929. Polierschulpe. — Rohstoffe des Tierreichs 2: 307–309.
1929. Die Variation der balearischen Inseleidechse *Lacerta lilfordii* Gthr. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 1929: 24–36.
1930. Beitrag zur Eidechsenfauna der Pityusen und Columbreten. — Mitt. Zool. Mus. Berl. 16: 397–410.
1930. Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.). — Z. Säugetierk. 4: 213–239.
1931. Hält unser Dachs (*Meles meles* L.) Winterschlaf? — Z. Säugetierk. 6: 152–159.
1931. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. I. Die Reise mit kurzem Überblick über Landschaft, Bevölkerung und Tierwelt. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 14. 07. 1931: 167–192.
1932. Ein Besuch bei den Chaco-Indianern in Südamerika. — Nach Feierabend 34(49).
1932. Vogelzugbeobachtungen auf den Columbreten. — Vogelzug 3: 155–160.
1932. Biologische Notizen über heimische Fledermäuse, insbesondere aus der Umgebung Berlins. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 19. 04. 1932: 193–206.
1932. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. II. Über die Wärmeregulation beim Dreizehenfaultier (*Bradypus tridactylus* L.). — Z. vergl. Physiol. 16: 39–47.
1932. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. IV. Die Wärmeregulation beim Kugelgürteltier (*Tolypeutes conurus* Is. Geoff.). — Z. vergl. Physiol. 18: 174–185.
1932. Biologische Beobachtungen im bolivianischen Chaco. V. Ein neuer Fall von Brutfürsorge in der Froschgattung *Leptodactylus*. — Z. Morph. Ökol. Tiere 26: 317–326.
1932. Einige Ergebnisse einer biologischen Studienreise in den bolivianischen Chaco. — Forschungen und Fortschritte 8(30): 382–383.
1933. Inselmelanismus in der Gattung *Cnemidophorus*. — Zool. Anz. 101: 228–232.
1933. Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe. Eine kurze biologisch-physiologische Studie. — Mitt. zool. Mus. Berl. 19: 48–63.
1933. Eigenartige Schlafstellung einer Waldspitzmaus (*Sorex araneus* L.). — Z. Säugetierk. 8: 277–278.

1933. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. III. Beitrag zur Biologie der Säugetierfauna. — Z. Säugetierk. 8: 47–69.
1933. Biologische Studien im bolivianischen Chaco. VI. Beitrag zur Biologie der Vogelfauna. — Mitt. zool. Mus. Berl. 20: 367–443.
1933. Falsch verdächtige Nachtgesellen, die Fledermäuse. — Illustr. Zeitung Okt. 1933: 418–419.
1933. Mutterliebe bei den Tieren. — Reclams Universum 52(36): 1153–1155.
1933. Aus dem Leben des Kuckucks. — Welt und Leben 20: 4–6.
1933. Ehe im Vogelreich. — Welt und Leben 25: 1–3.
1933. Vom Winterschlaf. — Deutsche Presse-Korrespondenz Nr. 1.
1933. Dornröschenschlaf im Tierreich. — Nord-Berliner Tagespost Nr. 3.
1933. Die Tierfotografie in der Wissenschaft. — Druck und Reproduktion 14: 12–16.
1934. Mutter Fledermaus und ihr Kind. — Koralle 35 (Sept.).
1934. Fledermauszug und Fledermausberingung. — Kosmos 31(7): 246–249.
1934. Aus dem Leben unserer Fledermäuse. — Preussag Werkzeitg. 2(8).
1934. Im Winterquartier unserer Fledermäuse. — Reclams Universum 51(13).
1934. Unsere heimischen Fledermäuse. — Naturschutz 15(12): 262–264.
1934. Fortpflanzungsgewohnheiten unserer heimischen Fledermäuse. — Naturforscher Berlin 11(8): 265–270.
1934. Nachtgespensterchen. — Atlantis 7: 385–390.
1934. Nächtlicher Geisterspuk. — Beyers für Alle 9(44): 44.
1934. Markierungsversuche bei Fledermäusen. — Z. Morph. Ökol. Tiere 28: 553–560.
1934. Untersuchungen über Fledermauswanderungen mit Hilfe der Beringungsmethode. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 20. 03. 1934: 70–72.
1934. Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. — Z. Morph. Ökol. Tiere 29: 231–267.
1934. Unsere heimischen Fledermäuse. 2. Vom Tagesschlaf und Winterschlaf. — Naturschutz 16: 49–51.
1934. Die phylogenetische Entwicklung der Wärmeregulation. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berl. 20. 11. 1934: 289.
1935. Fledermauszug und Fledermausberingung. — Orn. Mber. 43: 22–25.
1935. Fledermausberingung in der Mark. — Märk. Tierwelt 1: 179–182.
1935. Ergebnisse der Fledermausberingung nach dreijähriger Versuchszeit. — Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 1–26.
1935. Bisherige Ergebnisse der Fledermausberingung. — Sber. Ges. naturf. Freunde 11. 1935: 344–346.
1935. Die Entwicklung der Wärmeregulation beim jungen Igel. — Biol. Zbl. 55: 45–53.
1935. Überwinterung im Tierreich. — Naturforscher Berlin 10: 337–343.
1935. Die forstwirtschaftliche Bedeutung unserer Fledermäuse. — Der deutsche Forstbeamte 3: 49–52.
1935. Krieg in Gran Chaco. — Illustr. Zeitung, März 1935: 338–339.
1935. Tagesschlaf und Winterschlaf der Fledermäuse. — Kosmos 32(2): 73–74.
1935. Wie hat sich das Brutschmarotzertum des Kuckucks entwickelt? — Kosmos 5: 170–172.
1935. Präparieren von Radspinnennetzen. — Museumskunde N. F. 7(4).
1935. Samt als Unterlage für Vogeleier. — Museumskunde N. F. 7(4).
1936. Der Schützenfisch kann schießen. — Wissen aus der Natur. Reclams Universum 52(41).
1936. Entstehung der Rotfärbung bei Fischen. — Wissen aus der Natur. Reclams Universum 52(41).
1936. Pilzzüchtende Insekten. — Wissen aus der Natur. Reclams Universum 52(41).
1936. Die Sumpfburgen des Maulwurfs. — Wissen aus der Natur. Reclams Universum 52(41).
1936. Instrumentalmusiker unter den Vögeln. — Wissen aus der Natur. Reclams Universum 52(41).
1936. Spiel und Tanz im Tierreich. — Kosmos 33(9): 321–322.

1936. Märkische Fledermäuse. — Naturdenkmalpflege und Naturschutz (29): 201—203.
1936. Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. — Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 27—63.
1936. Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. — Z. wiss. Zool. 148: 159—188.
1936. Die Sumpfburgen des Maulwurfs. — Märk. Tierwelt 2: 40—51.
1936. Untersuchungen über die Wanderungen der Fledermäuse mit Hilfe der Beringungsmethode. — Forschungen und Fortschritte 12(20/21): 263—265.
1936. Beringungsversuche zur Erforschung der Fledermauswanderungen. — Die Umschau 60(45): 892—893.
1937. Die Wirkung niedriger Temperaturen auf die Embryonalentwicklung bei Fledermäusen. — Biol. Zbl. 57: 59—74.
1937. Fledermaus-Wanderungen. — Natur und Volk 67: 361—372.
1937. Vier Jahre Fledermausberingung. — Kosmos 34: 84—88.
1937. Der Maulwurf als Erbauer von Sumpfburgen. — Kosmos 34(8): 270—272.
1937. Tier und Pflanze in gleicher Gestalt. — Zool. Zentr. Anz. 33(6): 2—4.
1937. Vögel errichten Brutöfen. — Reclams Universum 54(6).
1937. Der Gran Chaco, friedlich gesehen. — Berliner Lokal-Anzeiger 12 (Nov./Dez.).
1937. Merkblatt für die Beringung der Fledermäuse. — Flugschriften der Reichsstelle für Naturschutz, Nr. 21: 1—8 [Sonderdruck aus der Zeitschrift Naturschutz 18(3): 60—62.]
1937. Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie. — Verlag Dr. Paul Schöps, Leipzig, 184 S.
1937. Geheimnisvolle Wandlung. — Beyers für Alle 12(44).
1938. Tiere verschwinden in ihrer Umgebung. — Reclams Universum 55(35): 1170—1171.
1938. Seltsame Tiere — seltsame Lebensgewohnheiten. — Velhagen Klasings Monatshefte, S. 469—472.
1938. Jagd in Kamerun. — Stuttg. Illustrierte Nr. 26.
1938. Die Wärmeregulation tropischer Fledermäuse. — Sber. Ges. naturf. Freunde 21. 06. 1938: 86—90.
1938. Nachtrag zu: M. Eisentraut, Die Wärmeregulation tropischer Fledermäuse. — Sber. Ges. naturf. Freunde 28. 12. 1938: 86—90.
1938. Fledermausdung, Chiropterit und sonstiger Fossilung. — Die Rohstoffe des Tierreichs (Hrsg. F. Pax & W. Arndt) 1 (2. Hälfte): 2217—2227.
1938. Exkremente und Harn in sonstiger Verwendung. — Die Rohstoffe des Tierreichs (Hrsg. F. Pax & W. Arndt) 1 (2. Hälfte): 2227—2235.
1939. Vom Wärmehaushalt der Fledermäuse. — Natur und Volk 69: 223—233.
1939. Chamäleons aus Kamerun. — Kolonie und Heimat 3(20): 606.
1939. Der Kohlweißling. — Die neue Gartenlaube (22).
1939. Kleine Nachtgespenster. — Die neue Gartenlaube (24): 560—562.
1939. Wie legt der Hamster seinen Bau an? — Kosmos 36: 347—350.
1939. Kameruns belauschtes Tierparadies. — Berliner Lokalanz. 12 Folgen; April 1939.
1939. Libellen-Erwachen. — Beyers für Alle 14(18): 22—23.
1942. Über die Verbreitung der Malariaeücke *Anopheles maculipennis* in der Provinz Brandenburg. — Der öffentl. Gesundheitsdienst 8: 73—84. [M. Eisentraut & F. Klose]
1942. Eingeschleppte und autochthone Malariaerkrankungen in der Provinz Brandenburg. — Der Öffentl. Gesundheitsdienst 8: 189—197. [F. Klose & M. Eisentraut]
1942. Beitrag zur Ökologie Kameruner Chiropteren. — Mitt. zool. Mus. Berl. 25: 245—273.
1943. Das Auftreten der Malaria in der Provinz Brandenburg im Jahre 1942. — Der Öffentl. Gesundheitsdienst 9: 325—329.
1943. Zehn Jahre Fledermausberingung. — Zool. Anz. 144: 20—32.
1943. Fledermäuse als niedere Warmblüter. — Forschn Fortschr. 19(23/24): 241—242.
1943. Der Wurmbefall bei Kriegsgefangenen verschiedener Nationalität. — Der Öffentl. Gesundheitsdienst 9: 239—240.

1945. Biologie der Flederhunde (Megachiroptera). — *Biologia gen.* 18: 327—435.
1946. Beitrag zur Frage der Malariabekämpfung in Deutschland. — *Ärztl. Wochenschrift* 1: 212—215.
1946. Autochthone Malariaerkrankungen in der Provinz Brandenburg in den Jahren 1939 bis 1944 mit besonderer Berücksichtigung eines endemischen Herdes am Tegeler See. — *Ärztl. Wochenschrift* 1: 279—283. [F. Klose & M. Eisentraut]
1947. Die mit Hilfe der Beringungsmethode erzielten Ergebnisse über Lebensdauer und jährliche Verlustziffern bei *Myotis myotis* Borkh. — *Experientia* 3: 157.
1947. Die Bedeutung von Temperatur und Klima im Leben der Chiropteren. — *Biol. Zbl.* 66: 236—251.
1948. Im Winterquartier der Fledermäuse. — *Natur und Technik* 2(23): 486—490.
1948. Blütenbesuchende Fledertiere. — *Natur und Technik* 10: 461.
1949. Beobachtungen über Lebensdauer und jährliche Verlustziffern bei Fledermäusen, insbesondere bei *Myotis myotis*. — *Zool. Jb.* 78: 193—216.
1949. Winterlicher Schutz der Tiere. — *Weltspiegel* 4(4).
1949. [Besprechung von] Kleine Tropenzoologie von H. Hediger. — *Experientia* 5: 259.
1949. Kältereiz schützt vor Erfrieren, neue Erkenntnisse über Winterschlaf und Stoffwechsel. — *Natur und Technik* 3(24): 371—374.
- 1950a. Heimisches Vogelleben im Ablauf des Jahres. — *Der Morgen*; 12 Monatsbeiträge.
- 1950b. Unsere gefiederten Freunde im Garten. — *Die Biene und ihre Welt* 1(3).
- 1950c. Wie alt werden Fledermäuse? — *Kosmos* 47(1): 40—43.
- 1950d. Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. — Akademie-Verlag Berlin, 225 S., 10 Taf.
- 1950e. Die Ernährung der Fledermäuse (Microchiroptera). — *Zool. Jb.* 79: 1—208.
- 1950f. Die wirtschaftliche Bedeutung der Fledermäuse und deren Schutz. — *Anz. Schädlingsk.* 23: 17—21.
- 1950g. Das Fehlen endemischer und das Auftreten landfremder Eidechsen auf den beiden Hauptinseln der Balearen, Mallorca und Menorca. — *Zool. Beitr. N. F.* 1: 3—11.
- 1950h. Dressurversuche zur Feststellung eines optischen Orientierungsvermögens der Fledermäuse. — *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 34—45.
1951. Von der Fortpflanzung unserer Fledermäuse. — *Orion* 6(19): 787—790.
1951. So überwintern die Tiere. — *Orion* 6(24): 991—995.
1952. Vom Kugel-Gürteltier (*Tolypeutes conurus*). — *Natur und Volk* 82: 43—48.
1952. Beobachtungen über den Winterschlaf der Hamster, insbesondere des Goldhamsters (*Mesocricetus auratus*, Waterh.). — *Zool. Anz.* 149: 115—124.
1952. Contribution à l'étude biologique de *Paraechinus aethiopicus* Ehrenb. — *Mammalia* 16: 232—252.
1952. Der Winterschlaf der Säugetiere, ein Problem des Wärmehaushalts. — *Umschau in Wissenschaft und Technik* 52: 109—111.
1952. Beobachtungen über Jagdroute und Flugbeginn bei Fledermäusen. — *Bonn. zool. Beitr.* 3: 211—220.
1953. Der Wärmehaushalt der Tiere. — *Universitas* 12: 281—287.
1953. In der Wochenstube der Fledermäuse. — *Leben und Umwelt (Aarau)* 10: 1—7.
1953. Fliegende Säugetiere. — *Kosmos* 49(11): 497—500.
1953. Vergleichende Beobachtungen über das Sichbespucken bei Igel. — *Z. Tierpsychol.* 10: 50—55.
1953. Stacheligel in Gefangenschaft. — *Orion* 8(9/10): 385—389.
1953. Beobachtungen über Stachelwechsel bei Igel. — *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.* 108: 61—65.
1953. Seltene Fledermausarten unserer Heimat. — *Aus der Heimat (Öhringen)* 61(9): 226—229.
1953. Hält der Waschbär (*Procyon lotor* L.) wirklich Winterschlaf? — *Zool. Anz.* 151: 98—101.
1953. Der Winterschlaf — ein Problem der Wärmeregulation. — *Revue suisse Zool.* 60: 411—426.

1954. Der Inselelmanismus bei Eidechsen und seine Entstehung im Streit der Meinungen. — Zool. Anz. 152: 317–321.
1954. Liste der Säugetiere der Deutschen Zoologischen Ost-Afrika-Expedition 1951/52. — pp. 134–136 in Lindner, E.: Zoo-Safari, Bericht der Deutschen Zoologischen Ostafrika-Expedition 1951/52 (Gruppe Stuttgart). Stuttgart: E. Schweizerbart. [M. Eisentraut & Th. Haltenorth].
1954. Auch Fledermäuse gehen auf Wanderschaft. — Orion 9(1/2): 9–15.
1954. Die Orientierung der Fledermäuse im Flug. — Leben und Umwelt (Aarau) 11(3): 49–54.
1955. Zum Gipfel des Kamerungebirges. Eine zoologische Forschungsreise 1954. — Universitas 10: 833–844.
1955. Vom tropischen Regenwald zum Gipfel des Kamerungebirges. — Kosmos 51(1): 20–25.
1955. Richard Vogel +. — Säugetierkundl. Mitt. 3: 128–129.
1955. A propos de la température de quelques mammifères de type primitif. — Mammalia 19: 437–443.
1955. Haben alle Warmblüter eine konstante Körpertemperatur? — Die Umschau 55(23): 719–721.
1955. Überwinterung im Tierreich. — Kosmos-Verlag, Stuttgart, 80 S.
1956. Beitrag zur Chiropteren-Fauna von Kamerun (Westafrika). — Zool. Jb. 84: 505–540.
1956. Der Langzungen-Flughund *Megaloglossus woermanni*, ein Blütenbesucher. — Z. Morph. Ökol. Tiere 45: 107–112.
1956. Notizen über einige Vögel des Kamerungebirges. — J. Orn. 97: 291–300.
1956. Temperaturschwankungen bei niederen Säugetieren. — Z. Säugetierk. 21: 49–52.
1956. Körpertemperaturen bei tropischen Fledermäusen und Schuppentieren. — Säugetierk. Mitt. 4: 64–67.
1956. Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 160 S.
1956. Fortschritte in der Erforschung des Winterschlafes der Warmblüter. — Naturw. Rdsch. Stutt. 7: 251–255.
1956. Zwergbeutelratten kommen als blinde Passagiere nach Deutschland. — Orion 11(23/24): 989–992.
1956. Der Tanrek von Madagaskar. — Orion 11(13/14): 576–579.
1956. Säugetiere erobern den Lebensraum. — Kosmos 52(4): 173–176.
1956. Die ersten Aufnahmen von fischenden Fledermäusen. — Kosmos 52(5): 220–224.
1957. Les chauves-souris cavernicoles de la Guinée française. — Mammalia 21: 321–339.
1957. Das Weißbauchschuppentier (*Manis tricuspis* Raf.). — Zool. Gart. Leipzig, N. F. 23: 50–54.
1957. Der Wärmehaushalt der Tiere. — Universitas 12: 281–288.
1957. Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. — Zool. Jb. 85: 619–672.
1957. Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 175 S.
1958. Beitrag zur Chiropterenfauna Ostafrikas. — Veröff. Überseemus. Bremen, A 3: 17–24.
1958. Body-temperature and its regulation in animals. — Universitas 2:
1959. Die Fledermausberingung. — Natur und Landschaft 30(4): 60–61.
1959. Auf Flughundfang am Kamerunberg. — Kosmos 55(9): 370–376.
1959. Zur Kenntnis der westafrikanischen Flughundgattung *Scotonycteris*. — Bonn. zool. Beitr. 10: 298–309.
1959. Der Rassenkreis *Rousettus aegyptiacus* E. Geoff. — Bonn. zool. Beitr. 10: 218–235.
1960. Zwei neue Rhinolophiden aus Guinea. — Stuttg. Beitr. Naturk. 39: 1–7.
1960. Das Stemmklettern bei Schuppentieren. — Zool. Beitr. 5: 513–518.
1960. Heat regulation in primitive mammals and in tropical species. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 124: 31–43.

1960. Die Fledermausberingung, ihre Entwicklung, ihre Methode und ihre Bedeutung für die wissenschaftliche Forschung. (mit Anhang: „Richtlinien für die Beringung von Fledermäusen“ und „Bestimmungsschlüssel der heimischen Fledermausarten“). — Bonn. zool. Beitr. Sonderh. 11: 7–21.
1960. Die Wanderwege der in der Mark Brandenburg beringten Mausohren. — Bonn. zool. Beitr. Sonderh. 11: 112–123.
1960. Wiederfunde einiger in Marburg/Lahn beringter Mausohren (*Myotis myotis*). — Bonn. zool. Beitr. Sonderh. 11: 189–191.
1960. Das Zoologische Forschungsinstitut und Museum A. Koenig in Bonn. — Hochschul-Dienst 13(21): 5 [ohne Autorenangabe]
- 1961a. Gefangenschaftsbeobachtungen an *Rattus (Praomys) morio* (Trouessart). — Bonn. zool. Beitr. 12: 1–21.
- 1961b. Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. — Biol. Zbl. 80: 319–325.
- 1962a. Wie verhalten sich verwandte Vertreter von heimischen Winterschläfern aus wärmeren Gebieten unter veränderten Temperaturbedingungen? — Zool. Anz. 169: 429–432.
- 1962b. Führer durch die Säugetier-Abteilungen, eine Einführung in die Säugetierkunde. — Selbstverlag Museum Alexander Koenig Bonn, 87 S.
- 1963a. Die Wirbeltiere des Kamerungebirges, unter besonderer Berücksichtigung des Faunenwechsels in den verschiedenen Höhenstufen. — Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin, 353 S.
- 1963b. Die Hörnchen (Sciuridae) von Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 14: 177–186.
- 1964a. La faune de Chiroptères de Fernando Poo. — Mammalia 28: 529–552.
- 1964b. Meeresschildkröten an der Küste von Fernando Poo. — Natur und Museum 94: 471–475.
- 1965a. Rassenbildung bei Säugetieren und Vögeln auf der Insel Fernando Poo. — Zool. Anz. 174: 37–53.
- 1965b. Zur Höhle des Morimo (Fernando Poo/ Westafrika). — Mitt. Verb. Dt. Höhlen- u. Karstforschung 11: 46–48.
- 1965c. Der Rassenkreis *Rousettus angolensis* (Bocage). — Bonn. zool. Beitr. 16: 1–6.
- 1965d. Ein neuer Vertreter der Muriden von der Insel Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 16: 7–13.
- 1965e. Die Muriden von Fernando Poo. — Zool. Jb. 92: 13–40.
1966. Die *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo. — Z. Säugetierk. 31: 213–219.
- 1968a. Beitrag zur Vogelfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. zool. Beitr. 19: 49–68.
- 1968b. Die tiergeographische Bedeutung des Oku-Gebirges im Bamenda-Banso-Hochland (Westkamerun). — Bonn. zool. Beitr. 19: 170–175.
- 1969a. Der Winterschlaf der Säugetiere. — Das Pelzgewerbe 6: 9–12.
- 1969b. Die Fledertiere. — Grzimeks Tierleben, Band XI, S. 89–161.
- 1969c. Gibt es in West-Afrika eine auf Montangebiete beschränkte Säugetierfauna? — Bonn. zool. Beitr. 20: 325–334.
- 1969d. Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Hylomyscus* auf Fernando Poo in Westkamerun. — Z. Säugetierk. 34: 296–307.
- 1969e. Die horizontale und vertikale Verbreitung von *Funisciurus isabella*. — Z. Syst. Evol.forsch. 7: 58–66.
- 1969f. Kreuzungsversuche mit den beiden Stachelmaus-Arten *Acomys dimidiatus* Cretzschmar und *Acomys minous* Bate (Muridae; Rodentia). — Zool. Beitr. N. F. 15: 329–346. [M. Eisentraut & F. Dieterlen]
- 1969g. Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. — Zool. Jb. 96: 478–490.
- 1970a. Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando Poo und in West-Kamerun. — Z. Säugetierk. 35: 1–15.
- 1970b. Die vertikale Rassendifferenzierung und Rassenintegration bei *Turdus olivaceus* von West-Kamerun und Fernando Poo. — Bonn. zool. Beitr. 21: 119–132.
- 1970c. Ein kurzer Überblick über die Geschichte der Fledermausforschung. — Bijdr. Dierk. 40: 21–25.

- 1970d. Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. — Umschau 70: 70–75.
- 1970e. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Zwergbeutelratte *Marmosa murina* (Didelphidae, Marsupialia). — Z. Säugetierk. 33: 159–172.
- 1973a. Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverbreitung. — Bonn. zool. Monogr. 3: 1–428.
- 1973b. Alexander Koenig und sein Werk. — Selbstverlag Museum A. Koenig, 57 S.
- 1973c. Das Museum Alexander Koenig. — S. 8–11 in „Kinder entdecken Bonner Museen“. Förderkreis Jugend im Museum, Rheinisches Landesmuseum Bonn.
- 1973d. Mammologische Notizen aus Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 24: 355–360.
- 1975a. Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. — Bonn. zool. Beitr. 26: 76–93.
- 1975b. Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. — Z. Säugetierk. 40: 133–141.
1977. Gefangenschaftsbeobachtungen an Gundi (*Ctenodactylus gundi*). — Bonn. zool. Beitr. 28: 33–40.
- 1981a. Ergänzende Untersuchungen am Gaumenfaltenmuster der Säugetiere. — Z. Säugetierk. 46: 79–89.
- 1981b. Vorläufiges Ergebnis eines unter natürlichen Bedingungen angesetzten Kreuzungsversuches bei Pityusen-Eidechsen, *Podarcis pityusensis*. — Bonn. zool. Beitr. 32: 145–155. [M. Eisentraut & W. Böhme]
1982. Im Schatten des Mongo-ma-loba. — Verlag B. Busse, 241 S.
1983. Im Land der Chaco-Indianer. — Verlag Biotropic, 108 S.
- 1984a. Die Gaumenfalten des Dugong. — Z. Säugetierk. 49: 314–315. [M. Eisentraut & H. March]
- 1984b. Die Gaumenfaltenmuster bei Schliefern, Elefanten und Sirenen. — Bonn. zool. Beitr. 35: 29–37.
- 1984c. Zum Gipfel des Mongo-Ma-Loba. — Afrika-Post (Bonn) 11/84: 15–20.
- 1984d. Bunter Herbstlaub. — Brigg-Verlag, Augsburg, 147 S.
1985. The pattern of ridges on the hard palate in procyonids and bears. — Bongo 10: 185–196.
- 1986a. Über das Vorkommen des Chaco-Pekari, *Catagonus wagneri*, in Bolivien. — Bonn. zool. Beitr. 37: 43–45.
- 1986b. Vom Leben und Sterben des Zoologen Walther Arndt, ein Zeitdokument aus Deutschlands schwärzesten Tagen. — Sitz-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 26: 161–187.
1988. Wir reichen uns die Hände. Kritischer Rückblick und Ausblick. — G. Romberg, Bonn, 78 S.
- 1989a. Das Gaumenfaltenmuster bei einigen madagassischen Viverriden und ein Vergleich mit festländischen Vertretern. — Bonn. zool. Beitr. 40: 79–84.
- 1989b. Gibt es zwei Elefantenarten in Afrika? — Z. Kölner Zoo 32: 61–68. [M. Eisentraut & W. Böhme]
1990. Zur weiteren Dokumentation des Zwergelefanten (*Loxodonta pumilio* Noack, 1906). — Z. Kölner Zoo 33: 153–158. [W. Böhme & M. Eisentraut]
- 1991a. Erinnerungen. Eine Familiengeschichte im Rahmen des Zeitgeschehens. — Brigg Verlag, Augsburg, 221 S.
- 1991b. Alexander Koenig in Norwegen. — dialog, Mitteilungen der Deutsch-Norwegischen Gesellschaft e. V., Bonn, Nr. 16: 7–10.
1993. Die Biotope westafrikanischer Vogelarten und deren Rufe und Gesänge. — Brigg Verlag, Augsburg, 48 S. + Tonkassette.

Prof. Dr. Wolfgang Böhme, Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 48	H. 3–4	S. 383	Bonn, Dezember 1999
--------------------	--------	--------	--------	---------------------

Erratum

One page 228, Fig. 19, of the article by Philip Hershkovitz, **Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species**, Bonn. zool. Beitr. 47 (3–4): 193–256, 1998, two drawings were mis-matched. A correct version of the entire figure is reprinted below.

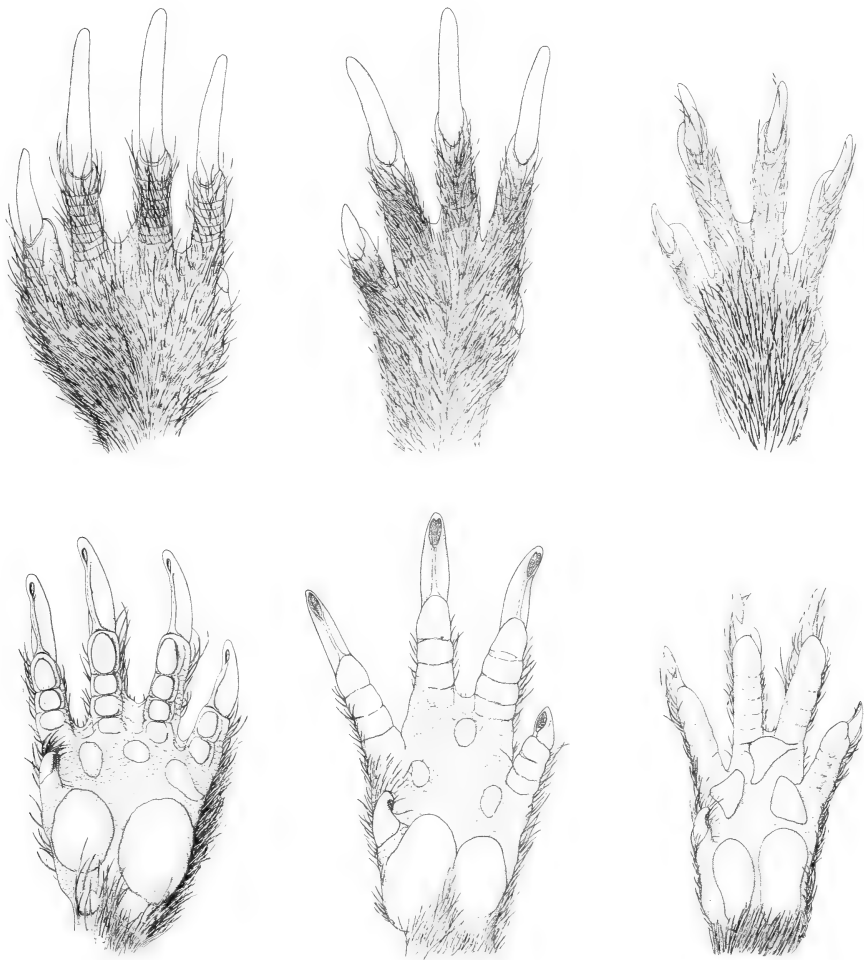


Fig. 19: Left hands of sigmodontine rodents. Upper row dorsal surface, from left, *Chelemys megalonyx*, fossorial; *Oxymycterus amazonicus*, nonfossorial surface digger; *Brucepatersonius griserufescens*, terrestrial semiscansorial. Lower row, palmar surface of same hands in same order as shown above.

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. — *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. — Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. — Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. — Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. — Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und“. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des(der) Autors(en), Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorennamen versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN A4 Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend nummeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für die Zitierweise folgen:

Eisenraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. — Parey, Hamburg und Berlin.

Eisenraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. — *Mammalia* 21: 321–335.

Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. — *Am. Mus. Novit.* 2821: 1–25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. — Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. — Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

INHALT

Notes on <i>Mastomys pernanus</i> (Kershaw, 1921) E. Van der Straeten	225
Cranial size and shape variation, pelage and bacular morphology, and sub-specific differentiation in spiny rats, <i>Proechimys albispinus</i> (Is. Geoffroy, 1838), from northeastern Brazil L. M. Pessôa & R. E. Strauss	231
Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de <i>Tyto alba</i> de Mauritanie C. Bruderer & C. Denys	245
Annotated list of amphibian records from the Departamento Pando, Bolivia, with description of some advertisement calls J. Köhler & S. Lötters	259
Summer diet of <i>Podarcis milensis</i> , <i>P. gaigeae</i> and <i>P. erhardii</i> (Sauria: Lacertidae) C. Adamopoulou, E. D. Valakos & P. Pafilis	275
Die Puppen der mitteleuropäischen Elachistidae (Lepidoptera, Gelechioidea) J. Patočka	283
Polyplody in bisexual species of Lepidoptera (Insecta: Lepidoptera): old hypotheses and new data V. Lukhtanov & J. Puplesiene	313
Zur Bockkäferfauna von Togo II. Lamiinae (Col., Cerambycidae) K. Adlbauer & R. Mourglia	329
Redescription of <i>Atracheodillo marmorivagus</i> (Isopoda, Oniscidea, Eubelidae), an arboricolous isopod from Congo and Rwanda C. Schmidt	353
Leben und Werk von Martin Eisentraut (1902–1994) W. Böhme & R. Hutterer	367
Erratum	383

HECKMAN

B I N D E R Y, I N C.

Bound-To-Please®

MAY 00

N. MANCHESTER, INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01257 3655